UNIVERSITY
OF
TORONTO
LIBRARY

ZUR BIOLOGIE DES CHLOROPHYLLS

LAUBFARBE UND HIMMELSLICHT
VERGILBUNG UND ETIOLEMENT

VON

ERNST STAHL

MIT EINER LITHOGRAPH. TATEL UND 4 ABBILDUNGEN IM TEXT

117387
15/7/11

VERLAG VON GUSTAV FISCHER IN JENA
1909.

Alle Rechte vorbehalten.

Inhaltsübersicht.

Seite

Einleitung 1

Fragestellung: Warum sind die Blätter grün und nicht anders gefärbt? Besteht ein Zusammenhang zwischen der Chlorophyllabsorption und den am Himmel dominierenden Farben? 1

Engelmanns Lehre von dem Zusammenhang zwischen Lichtabsorption und Assimilation der Kohlensäure bei verschieden gefärbten Algen . . . 4

Gaidukows Entdeckung der komplementären chromatischen Adaptation bei Oscillarien 5

Selektive Absorption der grünen Pflanzenteile 6

I. Einfluß der Atmosphäre auf die Sonnenstrahlung 10

Selektive Absorption und Zerstreuung (diffuse Reflexion) der Sonnenstrahlung 10

Die stärker brechbaren Strahlen erleiden beim Gang durch die Atmosphäre eine stärkere Zerstreuung als die minder brechbaren. In dem direkten Sonnenlicht treten, namentlich bei niederem Stande des Gestirns, die roten und orangefarbenen bis gelben Strahlen in den Vordergrund. In dem zerstreuten Lichte des Himmelsgewölbes dominieren dagegen die blauen bis violetten Strahlen. Beiden Strahlengruppen gegenüber treten in der diffusen Strahlung zurück die von der Atmosphäre absorbierten ultraroten und die in der Mitte des sichtbaren Teils des Spektrums gelegenen grünen Strahlen. Lord Rayleighs Theorie der Lichtzerstreuung 12

Abneys Messungen der Helligkeit der verschiedenen Teile des Sonnenspektrums in Abhängigkeit von der Atmosphärendicke 13

Untersuchungen von E. Kötgen über die Zusammensetzung des von Wolken reflektierten Lichts 15

II. Strahlenabsorption im Chlorophyll 17

Durchlässigkeit des Chlorophylls für Grün und Ultrarot und das äußerste sichtbare Rot 19

Das Absorptionsspektrum eine Kombination zweier an verschiedene Pigmente gebundener Bändergruppen, von denen die eine von Rot bis Gelb, die andere von Blau bis Ultraviolett umfaßt 21

III. Beziehungen zwischen der Absorption der Sonnenstrahlung und der Kohlensäurezerlegung 23

Angaben von Engelmann und Timiriazeff über das Vorkommen eines zweiten Assimilationsmaximums in der brechbareren Hälfte des Spektrums 26

Seite

IV. **Biologische Deutung der Chlorophyllabsorption** 30

Die Pflanze muß schwache Belichtung nach Kräften ausnutzen und die Gefahren zu starker Absorption vermeiden 30

Verzicht auf die Absorption der durch die Atmosphäre stark zurückgehaltenen dunkeln Wärmestrahlen und des sichtbaren Rot bis 700 $\mu\mu$ 31

Die Ausnutzung der weniger brechbaren Strahlen von Rot bis Gelb, die im direkten Sonnenlichte, infolge der stärkeren Zerstreuung der stärker brechbaren Strahlen dominieren, vermittelt der dazu komplementäre grüne Anteil des Chlorophylls. Die Ausnutzung der im blauen Himmelslicht überwiegenden Strahlengruppe von Blau bis Violett ist dem gleichfalls zu ihr komplementären gelben Anteil des Rohchlorophylls übertragen 32

Die Pflanze verzichtet auf die Ausnutzung der im Himmelslicht spärlicher vertretenen grünen Strahlen, die ihr, bei direkter Insolation, infolge der hohen dieser Strahlengruppe eigenen Energie, durch zu starke Erwärmung des Chlorophyllapparates gefährlich werden könnten. Sie macht sich diejenigen Strahlen dienstbar, die am konstantesten im diffusen Tageslicht vorhanden sind 35

Hypothese von E. Dubois 36

V. **Assimilation bei verschiedener Zusammensetzung des Himmelslichts** . . . 39

Versuche bei blauem und trübem Himmelslicht 41

VI. **Regulierung der Absorption der Sonnenstrahlen** 45

Stabile und variable Einrichtungen 47

Verschiedener Sättigungsgrad der grünen Farbe der Assimilationsorgane 48

Umlagerungen und Gestaltveränderungen der Chlorophyllkörner und andere Einrichtungen im Dienste der Regulierung der Größe der Strahlenabsorption 49

Bedeutung dieser Regulierung für die Größe von Assimilation und Transpiration 57

Versengungsgefahr 60

Beobachtungen von Müller-Thurgau 62

Maximale bei Besonnung sich einstellende Temperaturen 65

Sukkulenten 68

Versengung der Blätter von Sempervivum, die Folge geänderter Stellung der Spreiten zu der Sonnenstrahlung 69

Kakteengestalt. Die Kanten und Mammillen von Stammsukkulenten erleichtern die Ausstrahlung der aufgenommenen Wärme 71

Bedeutung der hellen Flecke der Aloinenblätter 76

VII. **Wechselnder Chlorophyllgehalt der Assimilationsorgane** 79

Arbeiten von Wiesner über das spezifische Grün des Laubes . . . 80

Verschiedener Chlorophyllgehalt im Dienste der Regulierung der Strahlungsabsorption 82

Stellungnahme zu den Einwänden Wiesners gegen meine Auffassung 87

Gelbe Cuticula 89

Chlorophyllzerstörung durch das Licht 92

E. Hertels Untersuchungen über die Beeinflussung der Organismen durch die chemisch wirksamen Strahlen 93

Seite

VIII. **Zur Biologie nicht grüner Algen** 96

Anwendung der bei der Betrachtung der grünen Gewächse gewonnenen Gesichtspunkte auf nicht grüne Algen (Florideen und Phaeophyceae) . . 96

Engelmanns Erklärung der Verteilung der verschieden gefärbten Meeresalgen in den verschiedenen Tiefenregionen des Meeres . . . ; . . . 97

Einwände von Oltmanns 98

Vorteile und Nachteile der stärkeren Strahlungsabsorption bei den Braunalgen; ihr Vorherrschen in kälteren, ihr Zurücktreten in wärmeren Meeren 99

Farbenänderung bei Batrachospermum 108

Komplementäre chromatische Adaptation der Oscillarien in Beziehung zum Saprophytismus 111

IX. **Das Nichtergrünen etiolierter Pflanzenteile** 113

Godlewskis Auffassung der Gestaltungs- und Wachstumsverhältnisse etiolierter Teile als einer für die Pflanze nützlichen Erscheinung 114

Gleichsinnige Deutung des bei allen Angiospermen und auch sonst im Pflanzenreich verbreiteten Ausbleibens des Ergrünens bei Lichtausschluß 115

Angiospermen 115

Gymnospermen 118

Pteridophyten 122

Algen 126

X. **Herbstliches Vergilben der Blätter** 132

Verschwinden des grünen, Zurückbleiben des gelben Pigments im abfallenden Blatte. Versuche die für eine Auswanderung der Abbauprodukte des ersteren sprechen 135

Herbstliche Stoffauswanderung 139

Wehmers Kritik der bisherigen Angaben 139

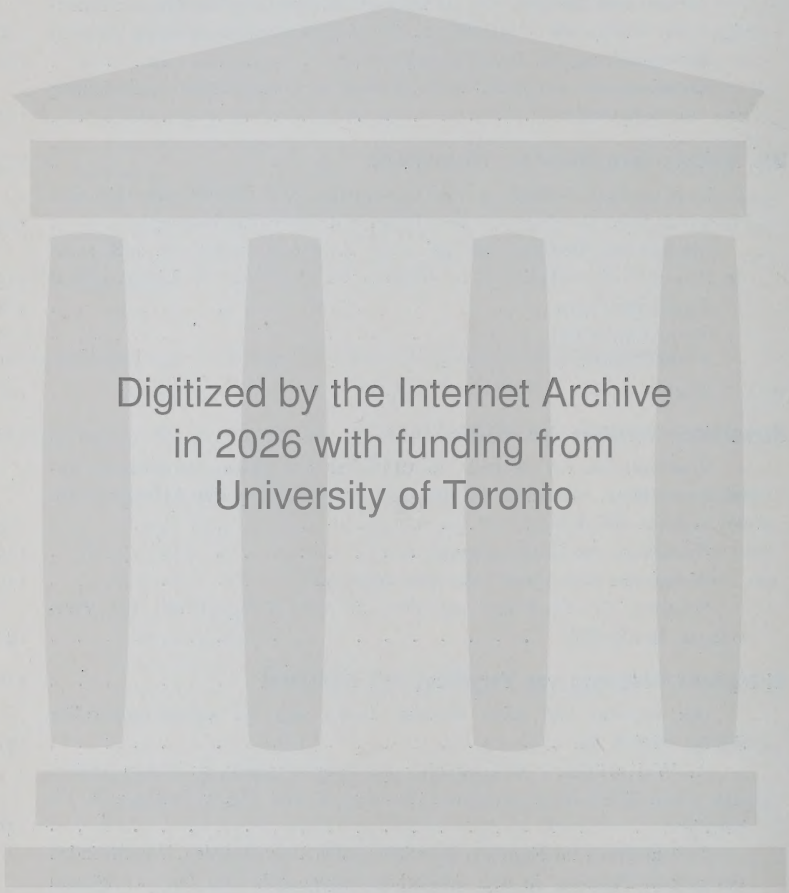
Neuerere Untersuchungen sprechen für eine Verminderung der wertvolleren Bestandteile 141

XI. **Biologische Bedeutung von Vergilbung und Etiolement** 146

Das Karotin und seine Begleiter bauen sich aus weniger wertvollen Stoffen (CHO) auf 147

R. Willstätters Arbeiten über das grüne Pigment, an dessen Aufbau sich neben CHO die wertvolleren Elemente N und Mg, vielleicht auch Ph beteiligen 148

Zurückhaltung im Ergrünen bei etiolierenden Pflanzenteilen, Verschwinden des grünen Pigments in dem Absterben entgegengehenden Organen können unter einem gemeinsamen Gesichtspunkte, dem der Ersparnis an wertvolleren Baustoffen, betrachtet werden 150



Digitized by the Internet Archive
in 2026 with funding from
University of Toronto

https://archive.org/details/zurbiologiedesch00stah

Einleitung.

Wenn wir gegen die Mitte eines schönen sonnigen Tages den von vereinzelten Wolken durchzogenen Himmel betrachten, so finden wir, neben dem leuchtenden Weiß und dem lichteren oder dunkleren Grau der Wolken, von eigentlichen Farben nur ein bald stärker, bald spärlicher mit Weiß gemischtes Blau. Bei niedrigerem Sonnenstande nehmen die Wolken stellenweise rötliche und blaugraue Farbentöne an; aber erst gegen Sonnenuntergang entfaltet der Himmel seine volle Farbenpracht. Während die Sonnenscheibe selbst allmählich an Glanz verliert, durch Gelb und Orange sich wandelt, um im tiefstem Blutrot unterzugehen, erglänzt der abendliche Himmel bis hoch hinauf in den mannigfaltigsten, durch die zartesten Übergänge verbundenen Farbentönen. Die gesamte Farbenskala scheint mitunter vertreten zu sein. So mannigfaltig nun auch die Abstufungen sein mögen, die wir gegen Westen an bewölkten und unbewölkten Stellen bewundern, Farben, die von Gelb durch Orange bis zu Blutrot, andererseits bis zum zartesten Blau und Violett reichen, so können uns zweierlei Wahrnehmungen nicht entgehen. Bei tiefstehender oder für den Zuschauer bereits untergegangener Sonne bleiben, wenigstens für das Auge unmittelbar erkennbar, von Farben einzig das Blau des Himmels und das Rot der Sonne oder der Sonnennähe deutlich erhalten. Alle übrigen Farben scheinen verschwunden zu sein. Die Firnfelder und Gletscher des Hochgebirges zumal tragen noch diese Farben, wenn die ganze übrige Landschaft im nächtlichen Grau zu verschwinden beginnt. In inhaltsschwerem Gegensatz zu der Zähigkeit, mit der Rot und Blau sich bis zuletzt erhalten, steht die Tatsache, daß eine andere Farbe am Himmel fast vollständig fehlt, und zwar gerade diejenige, welche beim Anblick der

pflanzenbedeckten Erde sich dem Auge am häufigsten darbietet, jenes Grün, welches die Laubblätter und andere denselben Verrichtungen dienende Pflanzenteile auszeichnet. Zur Zeit des Sonnenunterganges, nahe am Horizont, wandelt sich das immer zarter werdende Blau des abendlichen Himmels mitunter in ein lichtes Grünlichblau. Ein entschiedenes der Chlorophyllfarbe vergleichbares Blattgrün ist aber auch unter solchen Umständen niemals wahrzunehmen.

Ist nun die Tatsache, daß die grüne Farbe, das charakteristischste Merkmal der auf die Ausnutzung des Himmelslichtes angewiesenen Ernährungsorgane der Pflanzen, am Himmel allen anderen gegenüber so sehr zurücktritt, daß sich ihre Gegenwart unserem Auge erst bei Anwendung des Prismas oder anderer optischer Apparate, in der Natur am Regenbogen oder durch die Färbung irdischer Gegenstände verrät, als ein bloß zufälliger Umstand zu betrachten oder haben wir nicht vielmehr hierin einen Hinweis auf einen Zusammenhang von fundamentaler Bedeutung zu erblicken?

Nach mehrjährigem, anfangs vergeblichem Bemühen ist es mir, wie ich glaube, gelungen, die im Grunde recht einfache Lösung der aufgeworfenen Frage, wenigstens in ihren Hauptzügen, zu finden. Die Frage, deren Beantwortung wir anstreben, lautet folgendermaßen: Wie kommt es, daß die Pflanzenorgane, in denen der durch die Sonnenstrahlung veranlaßte Prozeß der Kohlensäurezerlegung vor sich geht, grün sind? Warum sind sie nicht etwa blau oder rot? Kann nicht das grüne Farbenkleid der Pflanzendecke der Erde als eine Anpassung an die eigenartige Zusammensetzung der ihr zugeteilten Strahlung verstanden werden?

Hierbei wird man nicht allein an den photosynthetischen Prozeß der Kohlenstoffassimilation zu denken haben, sondern auch an die mannigfaltigen anderen, von der Sonnenstrahlung abhängigen chemischen und physikalischen Vorgänge, die sich jenem wichtigsten anschließen, unter anderen an die Erwärmung der Chlorophyllkörner, die hieran geknüpfte Transpirationssteigerung, ferner an die Heliotaxis von Algen oder ihrer Schwärmsporen, an die vom Licht abhängigen Umlagerungen der Chlorophyllkörner, an die Etiolierungserscheinungen und den Heliotropismus wachsender Pflanzenteile, durch welche die

Assimilationsorgane erst recht befähigt werden, ihre Verrichtungen in passender Weise auszuführen.

Auf dem Boden der von Darwin begründeten Anschauung stehend, betrachten wir die pflanzlichen Organismen als geworden unter dem auslesenden Einfluß der Umwelt. Viele Möglichkeiten der aus unbekannten Ursachen sich abspielenden Entwicklung mögen vorhanden gewesen sein, zur Weiterbildung gelangten aber diejenigen Eigenschaften, welche ihren Trägern die Erhaltung im Kampf ums Dasein ermöglichten. Jeder Naturforscher gibt heute zu, daß Blumen ohne die sie bestäubenden Insekten, mechanische Schutzmittel ohne pflanzenfressende Tiere sich nicht ausgebildet hätten. Vor den Grundtatsachen der Gestaltung, vor dem gleich dieser der natürlichen Zuchtwahl unterworfenen Chemismus[1]), wie er sich in dem Organismus vollzieht, macht jedoch noch heute die Mehrzahl der Biologen, nicht zum Vorteil des Verständnisses, Halt. Man betrachtet sie einfach als gegeben, einer biologischen Betrachtung weder fähig, noch bedürftig, obschon nicht zu verkennen sein dürfte, daß eine allseitig befriedigende Einsicht in das Wesen eines Organismus nur auf Grundlage der sich gegenseitig ergänzenden physiologischen und biologischen Betrachtungsweisen erhofft werden kann.

Die verschiedenartigen Einrichtungen, welche die grünen Pflanzen befähigen die Sonnenstrahlung aufzufangen und im Dienste der Kohlenstoffaneignung nutzbar zu machen, bilden seit der Begründung der Pflanzenphysiologie ein unerschöpfliches Thema für die mannigfaltigsten Untersuchungen. Äußere Gestalt und innerer Bau der grünen Teile bei höheren und niederen Gewächsen, die im Dienst der Lichtausnutzung stehenden Wachstumsvorgänge, die durch das Licht bedingten Krümmungsbewegungen bei höheren Pflanzen, die davon abhängigen Ortsveränderungen frei beweglicher Algen, die Umlagerungen und Gestaltveränderungen der Chlorophyllkörner sind mit der Ausnutzung der Sonnenstrahlung in Zusammenhang gebracht worden,

1) Vgl. E. Stahl, Die Schutzmittel der Flechten gegen Tierfraß. Festschrift zum 70. Geburtstage von Ernst Haeckel. Jena 1904, Verlag von Gustav Fischer.

wobei sich herausgestellt hat, daß die Pflanze in hohem Grade befähigt ist, sich verschieden starker Bestrahlung anzupassen, nämlich schwaches Licht möglichst auszunutzen, die schädlichen Folgen zu greller Bestrahlung zu vermeiden. Bei allen diesen Studien nahm man die Farbenqualität der Chloroplasten selbst einfach als gegeben hin, ohne sich zu fragen, welchen Sinn es habe, daß die Werkstätten, in denen die Energie der Sonnenstrahlung in chemische Energie umgewandelt wird, grün und nicht etwa anders gefärbt sind.

Neben der bei Physiologen oft mehr als wünschenswert verbreiteten prinzipiellen Abneigung gegen die biologische Betrachtungsweise mag hieran schuld sein die altbekannte Neigung des Menschen, die ihm von Kindheit an gewohnten Dinge als selbstverständlich, keiner weiteren Erörterung bedürftig, hinzunehmen.

In wie hohem Grade fruchtbar auf diesem Gebiet die biologische Betrachtungsweise werden kann, ergibt sich aus der klassischen Arbeit Engelmanns[1]), der auf Grund seiner Untersuchungen über den näheren Zusammenhang zwischen Lichtabsorption und Assimilation bei verschieden gefärbten Algen den Satz aufstellen konnte, daß es immer die zur eigenen Farbe komplementären Lichtarten sind, die hauptsächlich wirken. So war nunmehr begreiflich, warum von den verschieden gefärbten Meeresalgen die am tiefsten unter den Wasserspiegel gehenden rot sind, während die grünen schon in sehr mäßiger Tiefe zu verschwinden pflegen. Diese schon vor ihm bekannte Tatsache führt Engelmann auf die mit der Dicke der Wasserschicht sich ändernde Qualität des durchgelassenen Lichts zurück. „Schon in geringeren Tiefen haben die grünen und blaugrünen Strahlen eine relativ viel größere (wenn schon absolut geringere) Intensität, die roten und gelben eine relativ geringere Stärke als im ursprünglichen Licht. Da nun gerade die roten Strahlen für die Assimilation grüner Zellen das meiste leisten, die grünen nur wenig, so müssen sich die grün gefärbten Pflanzen schon von mäßigen Tiefen aus im Nachteil befinden gegenüber den rot gefärbten Zellen, in welchen ja gerade die grünen Strahlen weitaus am energischsten assimilatorisch wirken."

1) Th. W. Engelmann, Farbe und Assimilation. Botan. Zeitung 1883, S. 18.

Eine wichtige Erweiterung fanden die Untersuchungen Engelmanns in denen seines Schülers Gaidukow[1]) über die bei Oscillarien beobachtete Erscheinung der komplementären chromatischen Adaptation. Es gelang Gaidukow den Nachweis zu liefern, daß fadenförmige Spaltalgen (z. B. Oscillaria sancta) unter der Einwirkung farbigen, durch gefärbte Gläser oder Flüssigkeiten gegangenen Lichts ihre Farbe verändern, und zwar in dem Sinne, daß das Absorptionsvermögen des Chromophylls für die in der einwirkenden Strahlung dominierenden Wellenlängen zunimmt, für die relativ geschwächten abnimmt. Es wird also die ursprüngliche Farbe mehr und mehr komplementär zu der des einwirkenden Lichts. So veranlaßte die Einwirkung von rotem Licht grünliche Färbung, die von grünem rötliche, die von blauem braungelbe Färbung.

Nach den Befunden von Engelmann und Gaidukow lag es nahe zu versuchen, einen dem Engelmannschen analogen Gedankengang anzuwenden bei der biologischen Erklärung der Grünfärbung der der Kohlenstoffaneignung dienenden Teile von Landpflanzen und Gewächsen seichter Gewässer. Zugleich ließ sich die Fragestellung dahin einengen, ob nicht die grüne Farbe eine Anpassung darstelle an die Zusammensetzung des auf die Pflanzen einwirkenden Lichts, und zwar nicht des direkten ungeschwächten, sondern des bei seinem Gang durch die Atmosphäre und ihre Einschlüsse modifizierten Sonnenlichts.

Sehr nahe lag der Versuch, die Grünfärbung als eine in einer früheren Erdepoche erworbene Anpassung begreifen zu suchen. Entsprechend der Vorstellung, wonach beim Beginn des Pflanzenlebens auf der Erde die Sonnenstrahlung nur durch mächtige Wasserdampfmengen hindurch zu den Pflanzen gelangen konnte und die Sonnenscheibe, nicht nur wie heute beim Untergang, sondern den ganzen Tag über in tiefroter Farbe erglühen mochte, lag die Annahme nahe, die zu rot komplementäre grüne Färbung als Anpassung an die damals mutmaßlich herrschende Bestrahlung der Vegetation durch

1) N. Gaidukow, Über den Einfluß farbigen Lichts auf die Färbung lebender Oscillarien. (Anhang zu den Abhandlungen der Königl. preuß. Akademie der Wissenschaften 1902.) Siehe auch Hedwigia, Bd. XLIII: Die Farbe der Algen und des Wassers.

rotes Licht aufzufassen. Eine derartige, gar zu weit herbeigeholte, hypothetische und, wie sich später zeigen wird, durchaus unbefriedigende Annahme erweist sich jedoch als überflüssig, da es genügt, die in der Jetztzeit herrschenden Bestrahlungsverhältnisse ins Auge zu fassen, um zum Verständnis der Laubfärbung zu gelangen.

Denselben Standpunkt müssen wir einnehmen gegenüber dem Erklärungsversuch von Eug. Dubois, dem bekannten Entdecker des Pithecanthropus erectus. In einer im Jahre 1893 erschienenen Abhandlung[1]), welche in der botanischen Literatur keine Berücksichtigung gefunden hat und von der ich erst nach Veröffentlichung meines Vortrags in der Naturwissenschaftlichen Wochenschrift (Laubfarbe und Himmelslicht, Nr. 19, 1906) durch freundliche Vermittelung ihres Verfassers Kenntnis erhalten habe, sucht Dubois es plausibel zu machen, daß die Pflanzen ihre grüne Färbung den großen Änderungen zu verdanken haben, welche die Sonnenstrahlung im Laufe der geologischen Zeitalter durchgemacht hat. Ich begnüge mich hier mit dem Hinweis auf diese anregende Schrift, um erst, nach Darstellung meiner eigenen Ansicht, auf dieselbe zurückzukommen.

Der photosynthetische Vorgang der Kohlenstoffassimilation, bei welchem mit Hilfe der Energie der Sonnenstrahlung organische Substanz aus Kohlensäure und Wasser, unter Entbindung von Sauerstoff, gebildet wird, hat seinen Sitz in Einschlüssen des Plasmas, in kleinen Körnern, in welchen der das Licht absorbierende Farbstoff enthalten ist. Diese Chlorophyllkörner, in denen der wichtige Prozeß stattfindet, in dem wir die Quelle des seine Betriebskraft von der Sonne beziehenden Lebens erkennen, sind also farbige Schirme, deren Aufgabe es ist, die Sonnenstrahlung aufzufangen und im Dienste der Ernährung auszunutzen.

Die grüne Farbe der Laubblätter, welche sowohl bei auffallendem wie bei durchfallendem Lichte wahrgenommen wird, ist keine Oberflächenfarbe, sondern eine Innenfarbe. Sie beruht auf der selektiven Absorption, welcher das Licht bei Durchstrahlung der Chlorophyll-

1) Eug. Dubois, Die Klimate der geologischen Vergangenheit und ihre Beziehung zur Entwicklungsgeschichte der Sonne, Nymwegen und Leipzig 1893.

körner unterliegt. Grün, das fast gar nicht, und Gelb, das nur wenig absorbiert wird, vereinigen sich zu dem bald rein grünen, bald gelbgrünen Farbenton. Starke Absorption erleiden dagegen, in der brechbareren Hälfte des Spektrums, die Strahlen von Blau bis Ultraviolett, von minder brechbaren Strahlen Rot und Orange. Die geringste Absorption von allen sichtbaren Strahlen betrifft das Rot zwischen der Linie B und dem für das Auge nicht wahrnehmbaren Ultrarot. Diese Strahlengruppe beeinflußt jedoch die Blattfarbe in nicht merkbarer Weise, da das Rot unsere Netzhaut viel weniger affiziert als das Grün. Daher sehen wir nur Grün, nicht Rot. Letzteres wird aber sogleich sichtbar, wenn wir durch ein rotes Glas die grünen Strahlen zum Verschwinden bringen, so daß die roten allein in unser Auge gelangen[1]).

Die Blätter erscheinen uns also in gelbgrüner Farbe, weil der größte Teil von Rot, ferner Orange, Blau und Violett durch die Farbstoffe der Chromatophoren verschluckt werden. Unterbliebe im Blatt die Absorption der genannten Strahlen, so erschiene es uns weiß. Würden dagegen sämtliche Strahlen, also auch die gelben, grünen und die roten an der Grenze von Ultrarot gleichfalls ausgelöscht, so wären die Blätter grau bis schwarz.

Wie kommt es nun, können wir uns fragen, daß die Blätter nicht schwarz sind, sich also die Ausnutzung eines nicht unerheblichen Teils der sichtbaren Strahlung entgehen lassen?

Es mag mancher geneigt sein, eine derartige Fragestellung für durchaus unberechtigt zu erachten in der Meinung, daß die Fähigkeit bei der Kohlensäurezerlegung wirksam zu sein, eben nur denjenigen Strahlen zukomme, welche die grüne Pflanze tatsächlich dazu benutzt, also eine absolute Notwendigkeit für die Pflanze vorgelegen habe, sich gerade diese und nicht auch andere Strahlen dienstbar zu machen. Andererseits dürfte aber die Vermutung nicht zu verwerfen sein, daß sie Strahlengruppen, die für die Photosynthese nicht herbeigezogen werden, sich gleichfalls hätte dienstbar machen können durch

1) Vergl. J. Reinke, Die optischen Eigenschaften der grünen Gewebe und ihre Beziehungen zur Assimilation des Kohlenstoffs. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft 1883 S. 410.

Bildung der für ihre Absorption geeigneten Farbstoffe. Sehen wir doch bei nicht grünen Algen, insbesondere bei den Rotalgen oder Florideen, andere Strahlengruppen als bei den grünen Gewächsen, nämlich grünes Licht Verwendung finden. Es ist also kein zwingender Grund vorhanden anzunehmen, das Verhalten der letzteren beruhe auf einer prinzipiell notwendigen, infolge der pflanzlichen Konstitution von Anfang an schlechterdings nicht anders möglichen Eigentümlichkeit. Liegt da nicht die Annahme nahe, daß, wenn es die Lebensverhältnisse erfordert hätten, auch noch andere Strahlen als die tatsächlich absorbierten aufzufangen, die hierfür passenden optischen Eigenschaften des Pigments sich hätten ausbilden können?

Die Absorption sämtlicher sichtbaren Strahlen, die Schwarzfärbung der Chlorophyllkörner zur Folge hätte, wäre insofern vorteilhaft, als sie bei schwacher Beleuchtung die beste Ausnutzung der Strahlung gewährte. Bei reichlicher Strahlungszufuhr, besonders bei direktem Sonnenlichte, würde jedoch mit der zu starken Absorption, allein schon der sichtbaren Strahlen, die Gefahr zu starker Erwärmung eintreten, die, wie bekannt, nach verschiedenen Seiten von Nachteil ist. Diese Gefahr könnte zwar vermieden werden durch schwächere, aber immer noch gleichmäßige Absorption aller sichtbaren Strahlen, was durch eine mehr oder weniger tiefe Graufärbung der Blätter hätte erreicht werden können. Fragen wir aber, unsere obige Voraussetzung weiter aufrecht erhaltend, warum die Pflanzen eine Selektion unter den sichtbaren Strahlen treffend, nicht in grauem, sondern in grünem Kleide auftreten? Geschieht dies nicht etwa deshalb, weil sie nicht bloß von gleichmäßigem, weißem Tageslicht bestrahlt werden, sondern viel häufiger von einem bei seinem Gang durch die Atmosphäre in seiner Zusammensetzung in hohem Grade beeinflußten Lichte, wobei sie eine Auswahl der passendsten Strahlen treffen, nämlich derjenigen, die ihnen am häufigsten in geringerer Schwächung zur Verfügung stehen.

Unsere Problemstellung ist also, zu untersuchen, inwiefern der Chlorophyllfarbstoff, infolge der von ihm ausgeübten selektiven Strahlenabsorption, geeignet ist, unter normalen Verhältnissen einerseits die

grünen Pflanzenteile vor zu starker Erwärmung zu bewahren, ihnen aber auch wieder die Ausnutzung schwacher Strahlung nach Möglichkeit zu gewähren. Die oft genug hervortretenden Schädigungen grüner Pflanzenteile bei intensiver Bestrahlung lassen wohl jedermann die Notwendigkeit des Schutzes einsehen. Nicht wenige aber dürften sich gegen die Annahme sträuben, daß die Pflanze sich gar so haushälterisch bei der Ausnutzung des Lichts verhalten soll. Ist ja doch durch Versuche, welche zuerst Detlefsen[1]) ausgeführt hat, festgestellt worden, daß unter den üblichen Versuchsbedingungen nur ein sehr kleiner Bruchteil der durch das Chlorophyll absorbierten Sonnenenergie bei der Zerlegung der Kohlensäure verwendet wird. In der Natur werden aber oft genug Umstände verwirklicht sein, unter welchen die bestmögliche Ausnutzung der Strahlung zur Lebensfrage wird. Man denke nur an die Pflanze im Keimlingsstadium oder ganz allgemein an den Kampf ums Licht, bei welchem auch ältere Gewächse oft genug ganz oder teilweise dem Untergang infolge zu geringen Lichtgenusses verfallen.

Mancherlei andere Bedenken, die sich mir selbst beim Studium der Literatur entgegenstellten, drängte ich zurück, fest eingewurzelte Schulmeinungen ließ ich beiseite, um das Problem nach Möglichkeit vorurteilsfrei angreifen zu können. Ich ersuche den Leser, wenigstens vor der Hand, ein gleiches zu tun und das folgende hinzunehmen als einen Versuch, eine fundamentale Frage der Biologie ihrer Lösung näher zu führen. Der Biologe, der den pflanzlichen Organismus als geworden, in Anpassung an die Umwelt, zu verstehen sucht, wird im Prinzip gegen die vorgetragene Fragestellung nichts einzuwenden haben, den Physiologen dürfte sie zur erneuten experimentellen Inangriffnahme noch strittiger Fragen anspornen.

Die eben angedeutete, aus biologischen Gesichtspunkten sich ergebende Problemstellung führt uns dazu, uns mit den Errungenschaften der Physik über die Zusammensetzung des Himmelslichts vertraut zu machen.

---

1) E. Detlefsen, Die Lichtabsorption in assimilierenden Blättern. Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg, 1888, Bd. III, H. 4.

I.

Einfluß der Atmosphäre auf die Sonnenstrahlung.

Die atmosphärische Luft wirkt mit ihren Bestandteilen und Einschlüssen auf zweifache Art auf den Durchgang der Sonnenstrahlung: durch selektive Absorption und durch Zerstreuung (diffuse Reflexion)[1]. Fassen wir zunächst den ersteren Vorgang ins Auge.

Die Absorption gewisser Strahlengattungen macht sich derart geltend, daß an deren Stelle im Sonnenspektrum dunkle Streifen oder Bänder entstehen. Die Beobachtungen haben ergeben, daß die meisten Absorptionsstreifen und Bänder des Sonnenspektrums, welche der Atmosphäre ihre Entstehung verdanken, im roten Ende des Spektrums und weit darüber hinaus liegen, im Ultrarot, d. h. in jenem Strahlengebiet, welches in unserem Auge keinen Lichteindruck zu erzeugen vermag, aber durch Wärmewirkungen erkannt und gemessen werden kann. Es ist also ganz vorwiegend die sogenannte „dunkle Strahlung", welche von der Erdatmosphäre, und zwar hauptsächlich von der in ihr enthaltenen Kohlensäure und dem Wasserdampf absorbiert wird, während die leuchtenden Strahlen durchgelassen werden.

In bezug auf die Absorption der Strahlung hat die Atmosphäre Ähnlichkeit mit dem Glase, welches die leuchtenden Strahlen gut durchläßt, hingegen einen sehr namhaften Teil der dunklen Wärmestrahlung absorbiert. Auf dieser Eigenschaft der Gläser beruht bekanntlich ein Teil der Wirkung der Glashäuser, deren durchsichtige Wandungen die leuchtenden Strahlen, welche die im Innern befindlichen Gegenstände erwärmen, durchlassen, die Ausstrahlung der Wärme aber verhindern. Man kann daher die Wirkung der Atmo-

1) Vgl. J. Hann, Lehrbuch der Meteorologie, S. 11, Leipzig 1901, und O. D. Chwolson, Lehrbuch der Physik, Bd. II, S. 728, Braunschweig 1904.

sphäre mit derjenigen der Glashäuser vergleichen, insofern nämlich beide den Durchtritt der leuchtenden Strahlen nicht hindern, die dunklen Wärmestrahlen aber zurückhalten.

Außer der selektiven Absorption, bei welcher die Strahlung einfach ausgelöscht wird, wobei die zurückgehaltenen Strahlen die Bestandteile der Atmosphäre erwärmen, verursacht letztere, wie erwähnt, eine weitere, mehr oder weniger auf die gesamte Sonnenstrahlung sich erstreckende Schwächung, nämlich die auf Beugung des Lichts beruhende Zerstreuung oder diffuse Reflexion. Bei diesem Vorgang werden die Strahlen durch innere Reflexionen nach allen Richtungen hin zerstreut, wodurch die Atmosphäre selbst zu einer Licht und Wärme strahlenden Hülle wird. Diesem Umstande verdanken nicht nur das diffuse Tageslicht, sondern auch die Färbung des Himmels, wie auch die besonders in den Morgen- und Abendstunden so mannigfaltig abgestuften Farbentöne der Wolken ihren Ursprung. Man hat also der Atmosphäre keine bestimmte Farbe zuzuschreiben, sondern sie erscheint bald blau, bald gelb oder rot. Sie teilt diese Eigenschaft mit allen Körpern, die ihre Farbe einer Trübung verdanken. Solche trübe Medien, man denke an den Tabaksrauch oder an den Rauch von Schornsteinen, erscheinen bei auffallendem Lichte, auf dunklem Hintergrunde, mehr oder weniger ausgesprochen blau, im durchfallenden Lichte gelb oder rot.

Die durch die Atmosphäre als trübem Medium veranlaßte diffuse Reflexion schwächt von den durchgehenden sichtbaren Strahlen am stärksten die violetten und blauen, am schwächsten die roten; es wächst nämlich der Transmissionskoeffizient mit der Wellenlänge der Strahlen in der Richtung von den kurzwelligen violetten zu den langwelligen roten Strahlen.

Die physikalische Erklärung für die Änderungen des Transmissionskoeffizienten für verschiedene Wellenlängen beim Durchgang einer Strahlung durch trübe Medien hat Lord Rayleigh gegeben[1]).

1) Lord Rayleigh, On the light from the sky, its polarisation and colour. Philos. Magaz. XLI 1871. Abgedruckt in Scientific papers, Vol. I, p. 93. Vergl. ferner die Darstellung der Rayleighschen Theorie durch F. Pockels: Zerstreuung des Lichts durch trübe Medien in Winckelmanns Handbuch der Physik, 2. Aufl., p. 1114. — Chr. Wiener, Die Helligkeit des klaren Himmels und die Beleuchtung durch Sonne, Himmel und Rückstrahlung. Nova Acta Leop. Carol. 1900, Bd. LXXIII, Nr. 1.

Er hat nachgewiesen, daß, wenn die trübenden Teilchen, die durchsichtig und kleiner sein müssen als die Wellenlänge der Strahlung — und zwar können schon die Luftmoleküle selbst die zerstreuende Wirkung ausüben — die Zerstreuung der Strahlen in verkehrtem Verhältnis zur vierten Potenz der Wellenlänge erfolgt. Es muß also bei einfallendem weißen Lichte das zerstreute Licht wegen des relativen Vorherrschens der kürzeren Wellenlängen eine ganz bestimmte, blaue Farbe besitzen, welche charakterisiert werden kann durch folgende relative Intensitäten der den wichtigsten Frauenhoferschen Linien entsprechenden Farben (bezogen auf deren Intensität im einfallenden Lichte):

	Wellenlänge	Intensität
A rot	759 $\mu\mu$	1,000
B rot	686 $\mu\mu$	1,514
C rot	656 $\mu\mu$	1,821
D gelb	589 $\mu\mu$	2,801
E grün	526 $\mu\mu$	4,371
b grün	518 $\mu\mu$	4,728
F blaugrün	486 $\mu\mu$	6,036
G blau	430 $\mu\mu$	9,778
H violett	396 $\mu\mu$	13,589

Es erklärt sich so die bekannte bläuliche Farbe des von Emulsionen, Rauchnebeln usw. zerstreuten Lichts, welches allerdings wegen des Vorhandenseins größerer und daher alle Wellenlängen reflektierender Teilchen meist mehr oder weniger weißes Licht beigemischt enthält.

Zur Prüfung seiner Theorie der Blaufärbung des Himmelslichts verglich Lord Rayleigh spektro-photometrisch das vom blauen Himmel in der Nähe des Zenits ausgestrahlte Licht mit dem durch ein weißes Papier zerstreuten Sonnenlichte. Es stellte sich heraus, daß das beobachtete Blau noch reiner war als das berechnete, was, abgesehen von Versuchsfehlern, von dem Umstande herrühren kann, daß die Atmosphäre nicht nur durch die direkten Sonnenstrahlen, sondern auch durch das schon zerstreute Licht beleuchtet wird, so daß ein Teil des Himmelslichts jedenfalls wiederholte Beugung erfahren hat.

Das durch das trübe Medium der Atmosphäre hindurchgegangene Licht muß, da es auf seinem Wege fortgesetzt durch Beugung geschwächt wird und diese Schwächung nach dem Obigen hauptsächlich die kurzwelligen Strahlen betrifft, ebenfalls eine Färbung annehmen, und zwar eine zu dem Blau des zerstreuten Lichts annähernd komplementäre, also rötlichgelbe. Fällt weißes Licht ein, so wird zuerst das violette, dann das blaue, grüne usw. Licht bis zu einem gewissen Grade geschwächt, woraus eine zunächst gelbliche, dann immer mehr in reines Rot übergehende Farbe resultiert. Rot erscheint die Sonnenscheibe, wenn ihre Strahlen den längsten Weg durch die Erdatmosphäre zurückgelegt haben, nämlich beim Auf- und Untergang des Gestirns.

Aber auch schon bei noch hochstehender Sonne ist, wie die Theorie es erfordert, eine wesentliche Verarmung an den brechbareren Strahlen festzustellen. Abney[1]) fand durch Messungen der Helligkeit des Sonnenspektrums zu verschiedenen Jahreszeiten und verschiedenen Tagesstunden die in der folgenden Tabelle verzeichneten Zahlen für die Lichtmengen nach Durchgang durch verschiedene Atmosphärendicken.

Helligkeit der verschiedenen Teile des Sonnenspektrums in Abhängigkeit von der Atmosphärendicke:

Atmosphärendicke		1	2	3	4	5	6	7	8	32
Entsprechende Sonnenhöhe		90°	30°	19,3°	14,3°	11,3°	9,3°	8,3°	7,3	nahe d. Horizont
					Lichtmenge:					
Rot A	759 $\mu\mu$	0,95	0,91	0,86	0,81	0,77	0,74	0,71	0,66	0,107
Orange D	589 $\mu\mu$	0,87	0,75	0,65	0,57	0,49	0,43	0,37	0,32	0,001
Blau F	486 $\mu\mu$	0,74	0,54	0,40	0,30	0,22	0,16	0,12	0,09	0,000
Violett H	396 $\mu\mu$	0,51	0,25	0,13	0,07	0,03	0,02	0,01	0,00	0,000
					Helligkeit der Sonne:					
Sonne		0,84	0,70	0,59	0,50	0,42	0,30	0,26	0,21	0,002

Aus der letzten Zeile dieser Tabelle ergibt sich die Abnahme der Helligkeit der Sonne bei abnehmendem Höhenstande. Bei 14° Sonnenhöhe ist die Helligkeit nur noch die halbe gegenüber dem

1) Philosophical Transactions 1887 u. 1893.

Zenitstande, bei 7^0 ein Viertel und bei Sonnenuntergang ist sie 420 mal kleiner, so daß wir ungestraft in die Sonne blicken dürfen. Wie die Intensitäten der Strahlung, infolge diffuser Reflexion, vom roten gegen das violette Ende hin abnehmen (die Intensität jeder Strahlengattung ist für die obere Grenze der Atmosphäre gleich 1 gesetzt) und wie rasch mit zunehmendem Tiefstand der Sonne namentlich die blauen und violetten Strahlen geschwächt werden, tritt auf der Tabelle deutlich hervor. Bei Sonnenuntergang (Atmosphärendicke 32—35) ist nur noch Rot und ein wenig Gelb vorhanden.

Das von der Sonne zur Erde gelangende Licht setzt sich zusammen aus dem aus parallelen Strahlen bestehenden direkten Sonnenlicht und der vom Himmelsgewölbe und seinen Einschlüssen, den Wolken, stammenden diffusen Strahlung. Schon das direkte Sonnenlicht erreicht, wie wir gesehen haben, nicht unverändert die Erdoberfläche, weil es bei seinem Gang durch die Atmosphäre durch Absorption und Zerstreuung eine mit dem Trübungsgrade der Luft zunehmende Veränderung erfährt. Sehr mannigfaltigen Schwankungen, und zwar nach zwei Seiten hin, ist das diffuse Licht unterworfen. Bei unbewölktem blauen Himmel und hohem Sonnenstande herrschen in ihm die brechbareren Strahlen vor; bei niederem Sonnenstande verschiebt sich das Verhältnis zugunsten der minder brechbaren. Ist der Himmel bewölkt, so wird die Zusammensetzung eine äußerst schwankende sein, je nach dem Grade der Bewölkung und der Höhe des Sonnenstandes. Die Wolken reflektieren, wie dies schon aus ihrer wechselnden Farbe hervorgeht, teils das wenig veränderte direkte Sonnenlicht (weiße Wolken), teils vorherrschend das Blau des Himmels (graublaue Wolken) oder das beim Gang durch andere Wolken an minder brechbaren Strahlen relativ reicher gewordene Licht (graurote Wolken).

Von großem Interesse für unsere Fragestellung wäre eine umfassendere Kenntnis der wechselnden Zusammensetzung des vom Himmelsgewölbe zur Erde gelangenden Lichtes, wie sie in einer

Arbeit von Else Kötgen[1]) angebahnt ist, die mit Hilfe des Königschen Spektralphotometers Untersuchungen über die Zusammensetzung des von Wolken reflektierten Lichts angestellt hat. Sie fand bei im Monat August ausgeführten Versuchen, sowohl das von Schleierwolken als von weißen Wolken reflektierte Licht relativ reicher an stärker brechbaren (blauen und violetten) Strahlen als das direkte Sonnenlicht. Während im blauen Himmelslicht die der Wellenlänge 430 $\mu\mu$ entsprechenden Strahlen relativ, etwa dreimal stärker (61,6 zu 19,5) vertreten waren als im direkten Sonnenlicht, war im Licht von Schleierwolken im Vergleich zur Sonne das Verhältnis 36,5 zu 19,5, in demjenigen von weißen Wolken 30,7 zu 19,5. Es zeigen also die Beobachtungen, von denen nicht angegeben wird, zu welchen Tagesstunden sie zur Ausführung gelangt sind, eine relative Bereicherung des Wolkenlichts an brechbareren Strahlen an zu Ungunsten der minder brechbaren. Hiermit ist aber nicht ausgeschlossen, daß unter Umständen, so bei tiefem Sonnenstand und wasserdampfreicher Atmosphäre, das Verhältnis sich umkehren kann, wie dies sich ja schon aus dem Anbick des abendlichen Himmels mit seinen rötlichen Wolken ohne weiteres ergibt.

Es wäre für unsere Fragestellung insbesondere von Interesse, die relative Intensität der Strahlen in der Gegend des Absorptionsminimums im Chlorophyllspektrum zwischen 560 $\mu\mu$ und 540 $\mu\mu$ zu verschiedenen Tageszeiten und bei verschiedenem Bewölkungszustand zu kennen. Bei trübem Wetter ist nach Schaum[2]) kein ausgesprochenes Maximum vorhanden.

Von den Ergebnissen der physikalischen Forschung müssen wir als wesentlich für uns im Auge behalten, daß in der bei ihrem Gang durch die Atmosphäre geschwächten Sonnenstrahlung einerseits — im zerstreuten Lichte — die blauen und violetten, andererseits — im direkten Sonnenlichte — die

1) Else Kötgen, Untersuchung der spektralen Zusammensetzung verschiedener Lichtquellen. Wiedemanns Annalen, Neue Folge, 1894, Bd. LIII, S. 793.

2) Karl Schaum, Referat über meinen Vortrag (E. Stahl, Laubfarbe und Himmelslicht) in der Frankfurter Zeitung, 19. Mai 1907.

roten und gelben Strahlen vorherrschen. Beiden gegenüber treten zurück die von der Atmosphäre absorbierten ultraroten und die in der Mitte des sichtbaren Teils des Spektrums gelegenen grünen Strahlen, deren Gegenwart am Himmel sich unserem Auge ohne Anwendung von farbigen Gläsern an den Wolken niemals, am abendlichen unbewölkten Horizont nur selten verrät. Das diffuse Licht dürfte eine je nach Umständen sehr wechselnde Zusammensetzung zeigen: in dem bisher allein näher untersuchten Lichte, das von Feder- und weißen Wolken reflektiert wird, dominieren die stärker brechbaren Strahlen.

Nachdem im vorhergehenden die Beschaffenheit der auf die Pflanzenwelt treffenden Strahlung dargelegt worden ist, wenden wir uns nunmehr der Betrachtung des optischen Verhaltens des Chlorophyllfarbstoffs zu. Der Vergleich von Himmelslicht und Laubfarbe hat zu dem Ergebnis geführt, daß unverkennbare Beziehungen zwischen den im diffusen Lichte vorherrschenden Strahlengruppen und der selektiven Absorption im Chlorophyll bestehen. Es spricht dies in hohem Grade dafür, daß die grüne Laubfärbung als eine Anpassung an die Zusammensetzung des bei seinem Gang durch die Atmosphäre modifizierten Sonnenlichts zu betrachten ist.

II.

Strahlenabsorption im Chlorophyll.

Das Spektrum[1]) einer aus grünen Blättern durch Alkoholauszug gewonnenen Rohchlorophyllösung (vergl. Fig. 1 Alk.) ist durch sechs Absorptionsbänder ausgezeichnet, von denen sich drei im stärker brechbaren Teil (jenseits F), die drei anderen im schwächer brechbaren befinden:

Das tiefschwarze Band I im Rot (zwischen den Linien B und C), welches sich noch bei unmerklich gefärbten Chlorophyllösungen wahrnehmen läßt; das Band II im Orange, in der Mitte zwischen C und D, nicht so intensiv wie I; unmittelbar hinter D, also zwischen Orange und Gelb, Band III viel schwächer als II; Band IV im Grün vor E gelegen, das wahrscheinlich nur von einem Zersetzungsprodukt des Chlorophylls herrührt und deshalb nicht berücksichtigt zu werden braucht.

In der zweiten, durch die stärkere Brechbarkeit der Strahlen ausgezeichneten Hälfte des Spektrums wird, wie Wolkoff bei Verwendung sehr verdünnter Lösungen gefunden hat, das Licht noch stärker als in Band I ausgelöscht. In verdünnten Lösungen lassen sich drei breite Absorptionsbänder und die auch als Band VII bezeichnete Endabsorption erkennen, welche alle, schon in wenig kon-

1) Von der reichen Literatur über die optischen und chemischen Eigenschaften des Chlorophylls, in betreff welcher neben den bekannten Lehr- und Handbüchern (Pfeffer, Pflanzenphysiologie; Detmer, Pflanzenphysiologisches Praktikum; Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie) besonders auf die Zusammenstellungen von Czapek: Biochemie der Pflanzen, Bd. I, Jena 1905 und: Die Ernährungsphysiologie der Pflanzen seit 1896, in Progressus rei botanicae, 1907, Bd. I, H. 2, hingewiesen sei, soll hier zunächst nur Erwähnung finden, was mit dem zu erörternden Problem in unmittelbarstem Zusammenhang steht. Die wichtigen Arbeiten von R. Willstatter und seiner Schüler in Liebigs Annalen der Chemie, Bd. 350, 354, 355 werden erst in dem Abschnitt „Herbstliches Vergilben der Blätter" Berücksichtigung finden.

zentrierten Lösungen, sich zu einem einzigen breiten Bande vereinigen (Fig. 1 Alk.). Auch in der minder brechbaren Spektrumshälfte treten, bei zunehmender Konzentration der Lösung, die Bänder I, II, III zu einem einzigen breiten Bande zusammen, so daß nunmehr zwei breite

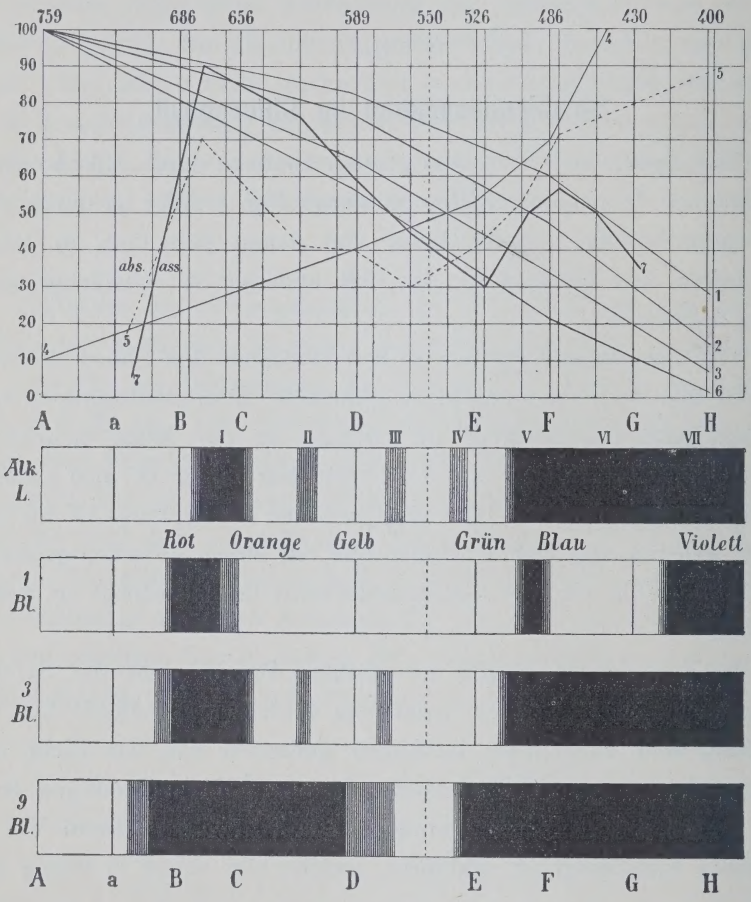


Fig. 1. Die von links oben nach rechts unten verlaufenden Linien, die nach der oben mitgeteilten Tabelle von Abney gezeichnet sind, veranschaulichen die relative Intensität der verschiedenen Strahlengruppen im durch die Atmosphäre gegangenen Lichte (Vorherrschen der langwelligen Strahlen gegenüber den kurzwelligen): Linie 1 entspricht der Sonnenhöhe von 30 °, Atmosphärendicke 2; Linie 2 der Sonnenhöhe von 19,3 °, Atmosphärendicke 3; Linie 3 der Sonnenhöhe 14,3 °, Atmosphärendicke 4; Linie 6 der Sonnenhöhe 9,3 °, Atmosphärendicke 6. Der Darstellung der relativen Stärke der verschiedenen Strahlengruppen in dem durch ein trübes Medium zerstreuten Licht ist die von unten links nach rechts oben verlaufende Linie 4 gewidmet. (Zurücktreten der langwelligen rotgelben Strahlen gegenüber den kurzwelligen in Blau und Violett.) — 5 Absorptionskurve, 6 Assimilationskurve nach Engelmann. — Unter den Kurven zu oberst: Absorptionsbänder einer alkoholischen Chlorophyllösung; darunter die Absorption lebender — 1, 3, 9 — Blätter auf das Normalspektrum bezogen (nach Reinke).

Bänder vorhanden sind, von denen das eine die Strahlen von Rot bis Gelb, das andere von Blau bis Violett umfaßt (Fig. 1 ganz unten). Die Absorptionsminima fallen, worauf schon früher hingewiesen wurde, das eine auf das äußerste sichtbare Rot etwa von der Wellenlänge 700 $\mu\mu$ an und das ganze unsichtbare Ultrarot, das andere, wenn wir von dem schwachen, höchstwahrscheinlich als auf eine chemische Veränderung des Farbstoffs zurückzuführenden Band IV absehen, auf das Grün zwischen 560 $\mu\mu$ und 540 $\mu\mu$.

Mit dem Spektrum einer alkoholischen, aus geeigneten Blättern hergestellten Chlorophyllösung stimmt das bei der Untersuchung lebender Blätter beobachtete überein, abgesehen von einer geringen, verschieden gedeuteten Verschiebung sämtlicher Bänder nach Ultrarot.

Solange das Licht nur durch eins oder wenige übereinander geschichtete, durch Wasserinjektion durchsichtig gemachte Blätter gegangen ist, nimmt man die getrennten, oben geschilderten Absorptionsbänder wahr, die sich aber bei zunehmender Blattzahl verbreitern und zu den zwei Hauptabsorptionen zusammenfließen. Bei Impatiens parviflora sah Reinke[1]) das Rot mit einer Schicht von 16 Blättern verschwinden, während das Grün noch durch eine Schicht von 18 Blättern hindurchging.

Die hochgradige Durchlässigkeit des Chlorophylls für Grün, auf welcher ja die Grünfärbung des Laubes beruht, ist in hohem Grade bemerkenswert. Noch merkwürdiger ist die Durchlässigkeit für das äußerste sichtbare Rot. Während einerseits die grünen Strahlen, worauf später noch zurückzukommen sein wird, durch die Chromophylle nicht grün gefärbter Algen (z. B. Florideen, Phaeophyceen) ausgelöscht werden, konnte Engelmann[2]) andererseits feststellen, daß nicht nur für das grüne Chromophyll, sondern auch für die braunen, blaugrünen und roten Chromophylle der Algen das absolute Minimum

1) J. Reinke, Die optischen Eigenschaften der grünen Gewebe und ihre Beziehungen zur Assimilation des Kohlenstoffs. (Berichte der Deutschen botanischen Gesellschaft 1883, S. 398 ff.) Hier auch eine Zusammenstellung der früheren Arbeiten über diesen Gegenstand.

2) Th. W. Engelmann, Untersuchungen über die quantitativen Beziehungen zwischen Absorption des Lichts und Assimilation in Pflanzenzellen. Botanische Zeitung 1884, S. 92.

der Absorption im äußersten Rot liegt. In einer Anmerkung fügt er hinzu: „Beiläufig darf man hiernach erwarten, daß die jenseits des roten Endes folgenden unsichtbaren Wärmestrahlen von allen Chromophyllen nahezu ungeschwächt durchgelassen werden, was für die Wärmeökonomie der Pflanzen überhaupt von Bedeutung sein muß, hier aber nicht weiter verfolgt werden kann."

Nachdem schon von früheren Forschern die Durchlässigkeit für die ultraroten Strahlen angegeben worden war, hat Donath[1]) auf Grund bolometrischer Untersuchungen das Fehlen jeder Absorption in Ultrarot bestätigt. Wie Czapek (l. c. S. 456) mit Recht hervorhebt, ist dieses Verhalten der Chromophylle um so bemerkenswerter als nach Langleys neuesten Forschungen der ultrarote Teil des Sonnenspektrums 0,8 der gesamten Strahlenenergie enthält, die also von dem Chlorophyllfarbstoff, wie auch von anderen Chromophyllen nicht absorbiert werden, mithin keine Verwertung von seiten der Pflanze finden können. Wir begnügen uns hier einstweilen mit der Hervorhebung dieser wichtigen Tatsachen, deren Verwertung erst in einem späteren Abschnitt stattfinden kann.

Das durch Auszug mit Alkohol gewonnene Rohchlorophyll ist bekanntlich kein einheitlicher Körper. Schon 1872 gelang es Gregor Kraus, durch Ausschütteln der alkoholischen Lösung mit Benzin eine Trennung in einen blaugrünen, in das Benzin übergehenden, und einen gelben, in Alkohol verbleibenden Farbstoff zu erzielen, eine Trennung, die, wie Hansen gezeigt hat, noch leichter bei Anwendung von Petroläther gelingt.

Dasselbe Ergebnis läßt sich nach Goppelsroeder[2]) durch Kapillaranalyse und noch vollständiger und reiner, nach den Untersuchungen von Tswett[3]), auf die hier nicht näher eingegangen werden kann, durch Adsorption erzielen.

---

1) Bruno Donath, Bolometrische Untersuchungen über Absorptionsspektra fluoreszierender Substanzen und ätherischer Öle. Wiedemanns Annalen der Physik, 1896.

2) Fr. Goppelsroeder, Verhandlungen d. Naturforscher-Gesellsch., Basel 14 (1901). Derselbe, Anregung zum Studium der Kapillaranalyse. Basel 1906.

3) M. Tswett, Adsorptionsanalyse und chromatographische Methode. Berichte der Deutschen bot. Gesellschaft, 24. Jahrg., 1906.

Der gelbe Anteil des Rohchlorophylls besteht der Hauptmasse nach aus Karotin, dem bekannten Möhrenfarbstoff, der mit einem nahe verwandten auch die Gelbfärbung herbstlich verfärbter Blätter, wie auch die mehr oder weniger intensive Farbe etiolierter, bei Lichtabschluß ausgebildeter Pflanzenteile verursacht. Den gelben Anteil des in Alkohol verbleibenden Rohchlorophylls werden wir hier, wo die chemische Zusammensetzung unberücksichtigt bleiben kann, da es allein auf die optischen und physiologischen Eigenschaften ankommt, weitere Trennungen und Spaltungen unbeachtet lassend, kurzweg als Chlorophyllgelb, den von Benzin oder Petroläther aufgenommenen mit Hansen als Chlorophyllgrün bezeichnen. Die Gesamtabsorption des Rohchlorophylls verteilt sich, wenn wir den Angaben Hansens[1]) folgen, auf die beiden Anteile derart, daß die Bänder I, II, III, IV in der schwächer brechbaren Hälfte des Spektrums vom Chlorophyllgrün herrühren, während die Absorption in der blauen Spektralhälfte dem Chlorophyllgelb zuzuschreiben ist.

Es ist nach dieser Auffassung das Spektrum der gewöhnlichen alkoholischen Rohchlorophyllösung eine Kombination zweier Absorptionsspektren. Mit dem Spektrum des Chlorophyllgelb stimmt dasjenige des gelben Farbstoffes etiolierter Blätter, des Etiolins, nahezu überein. Erst wenn die Blätter bei Lichtzutritt ergrünen, gesellen sich zu den Absorptionsbändern in der brechbareren Hälfte des Spektrums die Bänder der anderen Hälfte hinzu, um bei der herbstlichen Gelbfärbung mit der grünen Farbe wieder aus ihnen zu verschwinden, eine Tatsache, die, wie wir später sehen werden, in ökonomischer Beziehung für die Pflanze von Bedeutung sein muß.

In dem grünen Blatte haben wir also nebeneinander zwei Farbstoffe oder Farbstoffgruppen, deren Bedeutung beim Prozeß der Kohlenstoffaneignung nunmehr auf Grund der biologischen Betrachtung er-

---

1) Hansen, Der Chlorophyllfarbstoff. Arbeiten des Botanischen Instituts in Würzburg, 1888, Bd. III, p. 141. Die Angaben Hansens sind allerdings nicht ohne Widerspruch geblieben, da ein Teil der Absorption in der blauen Spektralhälfte (nach Tswett l. c.) auf Rechnung des Chlorophyllgrün zu setzen sein soll. Da jedoch in dieser Arbeit der Schwerpunkt auf die Strahlenabsorption und nicht auf die chemischen Körper, welche sie bewirken, gelegt wird, so kann die Erörtetung dieser strittigen Frage hier unterbleiben.

örtert werden soll. Die hierbei zu gewinnenden Gesichtspunkte sind trotz des einzuschlagenden summarischen Verfahrens, jedenfalls der ernsten Prüfung wert und geeignet, manchen noch strittigen Punkten erneutes Interesse zu verleihen und sie von anderen als den bisherigen Voraussetzungen zu behandeln. Insbesondere dürfte dies der Fall sein in betreff der Gestalt der Assimilationskurve, über die, trotz der vielen darauf verwendeten Mühe, noch immer keine volle Übereinstimmung hat erzielt werden können.

III.

Beziehungen zwischen der Absorption der Sonnenstrahlung und der Kohlensäurezerlegung.

Eine der umstrittensten Fragen der Pflanzenphysiologie ist die nach den näheren Beziehungen zwischen der Absorption der Sonnenstrahlung im Chlorophyll und dem photosynthetischen Vorgang der Kohlensäurezerlegung. Daß nur absorbierte Strahlung die Arbeit leisten kann, steht fest, ob aber alle absorbierten Strahlen bei dem Prozeß der Photosynthese tätig sind, wird immer noch von einzelnen Forschern in Zweifel gezogen, wie auch noch die Ansichten darüber geteilt sind, ob die am stärksten absorbierten Strahlen auch am meisten leisten.

Während wir hier von der zu prüfenden Voraussetzung ausgehen, daß die Färbung der Blätter, mithin das Blattgrün, eine Anpassung der Pflanze an die ihr zugeteilte Bestrahlung darstelle und, falls diese Hypothese richtig ist, ein Zusammenhang zwischen der eigenartigen Verteilung der Absorptionsbänder im Chlorophyll und der Beschaffenheit jener nachweisbar sein müsse, fehlt es nicht an Stimmen, die sich einer derartigen Fragestellung gegenüber sehr zurückhaltend, wenn nicht gar ablehnend verhalten. So meint Möbius[1]): „Warum das Grün der Grundton im Pflanzenreiche ist, dürfen wir wohl nicht fragen: das Chlorophyll ist eben gefärbt, und wenn es uns in einer anderen Farbe erschiene, so würden wir dann ebenso fragen können, warum es so gefärbt sei.“ Demgegenüber sei bemerkt, daß es verbotene Fragen in der Wissenschaft nicht gibt. Die Kunst des Forschens besteht zum nicht geringsten Teile darin, Fragen zu sehen dort, wo sie nicht offen zutage liegen.

1) M. Möbius, Über nutzlose Eigenschaften an Pflanzen und das Prinzip der Schönheit. Berichte der Deutschen bot. Gesellsch. 1906, Bd. XXIV, S. 7.

Bei Besprechung des von manchen Forschern angenommenen näheren Zusammenhangs zwischen Absorption und Assimilation, wobei die Maxima der Absorption gleichzeitig die Maxima der Assimilation sein sollen, bemerkt Jost in seinen vortrefflichen „Vorlesungen über Pflanzenphysiologie", daß ein derartiger Zusammenhang nicht notwendig vorhanden zu sein brauche. Er geht hierbei von der Tatsache aus, daß viele Farbstoffe höchst charakteristische Absorptionsspektren zeigen, ohne daß deshalb dem in den Absorptionsbändern verschluckten Licht eine ganz besondere Funktion zukäme. Die von Jost angeführten Beispiele entstammen das eine dem Tierreich, das andere der anorganischen Natur.

Für das Jodsilber ist unmittelbar neben der Linie G ein ausgesprochenes Maximum der Lichtwirkung nachgewiesen, während an dieser Stelle die optische Absorption gerade ziemlich schwach ist. Solchen Beispielen aus der anorganischen Natur, deren Objekte nicht wie die Organismen der Zuchtwahl unterworfen sind, kann meines Erachtens keine Beweiskraft zuerkannt werden. Aber auch das zweite dem Tierreich entnommene Beispiel braucht man nicht ohne weiteres als überzeugend gelten zu lassen. „Es ist gut", sagt Jost, „an den Blutfarbstoff zu erinnern, der doch auch ein sehr auffallendes Spektrum hat, aber zweifellos nicht durch dieses für das Tier von Bedeutung ist." Befreundete Mediziner, mit denen ich über diesen Punkt gesprochen habe, halten es keineswegs für aussichtslos, daß uns auf diesem Gebiete vielleicht noch Überraschungen bevorstehen, und es wurde mir die Frage nach der Bedeutung der Blutfarbe als durchaus der Prüfung wert bezeichnet. Es sei hier nur auf eine bei Behandlung von Lupuskranken gemachte Wahrnehmung von Finsen hingewiesen, welcher, um die volle Wirkung des Bogenlichts auf tiefer liegende Gewebe zu erzielen, diese zuerst durch Kompression der Arterien blutleer machen mußte. Es erschwert also der Blutfarbstoff das Eindringen von Strahlen, deren Wirkung, vielleicht auch unter normalen Umständen, den Geweben sonst gefährlich werden könnte.

Sollten aber auch die Bemühungen um die Erkenntnis der biologischen Bedeutung der Blutfarbe rein negativ ausfallen, so wäre immer

noch zu erwägen, ob nicht die Farbe des Hämoglobins vielleicht durch seine Herkunft bedingt sei. Falls, wie es wahrscheinlich ist, den Tieren die Fähigkeit abgeht, solche hochzusammengesetzte Verbindungen selbst herzustellen und sie deshalb unmittelbar oder mittelbar von pflanzlichen Organismen beziehen müssen, so ist es denkbar, daß sie den Blutfarbstoff aus dem Chlorophyll oder aus seinen Vorstufen herstellen. So sagt William Küster[1]) in einer Abhandlung „über Bildung und Zersetzung des Blutfarbstoffs“: Woher kommt aber der Blutfarbstoff der pflanzenfressenden Tiere? Da ist zu beachten, daß diese in dem grünen Farbstoff ihrer Nahrung wohl vollkommenen Ersatz haben. Neuere Untersuchungen haben nämlich ergeben, daß das Chlorophyll eine ganz ähnliche Konstitution besitzen muß wie das Hämatin, denn es ist gelungen, Hämopyrrol und die Hämatinsäuren als Zersetzungsprodukte des Chlorophylls nachzuweisen. Über die Entstehungsweise des Chlorophylls wissen wir noch nichts, die Stoffe, aus denen es entsteht, sind bereits im Samen vorgebildet.“

Kehren wir nach dieser Abschweifung zu der Frage nach den näheren Beziehungen zwischen der Absorption der Sonnenstrahlung im Chlorophyll und der Kohlensäurezerlegung zurück.

Allgemein anerkannt ist, trotz anfangs starkem Widerspruch, das Vorkommen eines von Physikern, Jamin und Becquerel in Frankreich, Lommel in Deutschland, theoretisch geforderten Assimilationsmaximums im Rot, zwischen B und C, wo ja die Strahlen vom Chlorophyll besonders stark absorbiert werden. Dagegen wird noch immer das Vorkommen eines zweiten Maximums in der brechbareren Hälfte des Spektrums in Abrede gestellt, obschon in ihrer Gesamtheit die klassischen Versuche von Engelmann[2]) mit der von ihm entdeckten Bakterienmethode und noch mehr die langjährigen, mit unermüdlichem Eifer und schönstem Erfolg durchgeführten Experimente Timiriazeffs[3]) keinen Zweifel an der Richtigkeit dieser

1) Referat in der Naturwissenschafttlichen Rundschau v. Sklarek, 1906, Nr. 31.

2) Th. W. Engelmann, Untersuchungen über die quantitativen Beziehungen zwischen Absorption des Lichtes und Assimilation in Pflanzenzellen. Botanische Zeitung 1884.

3) Zusammenfassungen der Ergebnisse seiner zahlreichen Abhandlungen gab Timiriazeff in den beiden folgenden Aufsätzen: (I) L'état actuel de nos connaissances sur la fonction chlorophyllienne. Bulletin du Congrès international de botanique et d'horticulture

Annahme aufkommen lassen dürften. Nach diesen Forschern, denen sich Kohl[1]) anschließt, besteht ein zweites Assimilationsmaximum im Blau, bei F, welche Strahlengruppe, wie wir gesehen haben, durch den gelben Anteil des Chlorophylls absorbiert wird. Die Wirkung der blauen und violetten Strahlen, die auch von denen, welche sie zugeben, meist unterschätzt wird, ist nach Timiriazeff (II, S. 437) recht erheblich. Sie kann allerdings bei den Versuchen, welche mit dem durch ein Prisma zerlegten Lichte ausgeführt werden, nicht direkt in ihrer wahren Größe erkannt werden. Verursacht ist dies durch die verschieden starke, von den schwächer brechbaren nach den stärker brechbaren Strahlen hin zunehmende Dispersion des Lichts, welche zur Folge hat, daß die roten Strahlen den blauen gegenüber zusammengedrängt sind und infolgedessen, ganz abgesehen von ihrer größeren Energie, dank ihrer stärkeren Konzentration eine anscheinend stärkere Wirkung auszuüben scheinen, als ihnen tatsächlich zukommt. Unter Berücksichtigung dieser Fehlerquelle gelang es Timiriazeff zu zeigen, daß, wenn die Menge der durch die Strahlen der gelben Hälfte des Spektrums reduzierten Kohlensäure gleich 100 gesetzt wird, die Wirkung der blauen Hälfte nicht weniger als 54, also mehr als die Hälfte beträgt. Die noch heute verbreitete Annahme der Bedeutungslosigkeit der „chemischen" Strahlen beim Vorgang der Kohlensäurezersetzung muß also definitiv aufgegeben werden, um so mehr als Bonnier und Mangin (Comptes rendus 1886) gezeigt haben, daß selbst die ultravioletten Strahlen noch eine allerdings geringe Wirkung ausüben.

Um den Gang der Darstellung hier nicht zu unterbrechen, sollen einige Versuche, welche für die unter Umständen relativ stark hervortretende Beteiligung der blauen Spektralhälfte sprechen, erst später mitgeteilt werden.

Die näheren Beziehungen zwischen Absorption und Assimilation erhellen aus den von Engelmann auf Grund seiner Bakterienver-

---

à St. Pétersbourg 1884. — Derselbe: (II) The cosmical function of the green Plant. Proceedings of the Royal Society, Vol. LXXII, 1903.

1) F. G. Kohl, Die assimilatorische Energie der blauen und violetten Strahlen des Spektrums. Berichte der Deutschen bot. Gesellschaft 1897.

suche dargestellten Kurven unserer Figur S. 18. Absorptions- und Assimilationskurve steigen zunächst steil an bis zur Erreichung der Maxima zwischen B und C, um dann langsamer zu sinken. Im Grün in der Nähe der Linie F, bei 526 $\mu\mu$, liegt das Assimilationsminimum, mehr im Gelb das Absorptionsminimum. Bis hierher besteht demnach zwischen beiden Vorgängen, wenn auch keine direkte Proportionalität, so doch eine ziemlich einfache und konstante Beziehung. Im weiteren Verlauf steigen die beiden Kurven wieder steil an. Während aber die Absorptionskurve im sichtbaren Teil des Spektrums stetig ansteigt, erreicht die Assimilationskurve in der Nähe von F, bei 486 $\mu\mu$, ein zweites Maximum, von dem an sie wieder abfällt, was seinen Grund haben mag in dem hier ziemlich schnell erfolgenden Sinken der Energie des Sonnenlichts.

Zu im wesentlichen ähnlichen Ergebnissen betreffend den Zusammenhang von Assimilation und Absorption ist auch Timiriazeff gelangt.

Schon in den einleitenden Bemerkungen zu dieser Abhandlung wurde die Frage aufgeworfen, ob es nicht möglich sei, die aus gelb und bläulichgrün gemischte Färbung grüner Pflanzenteile, die als eine Folge der Absorptionsverhältnisse im Chlorophyll zu betrachten ist, als eine Anpassung an die der Pflanzenwelt zugemessene Bestrahlung zu verstehen. An Bemühungen in dieser Richtung hat es bisher nicht gefehlt. So hat Timiriazeff, der immer wieder hervorgehoben und durch Versuche erhärtet hat, daß die am stärksten absorbierten roten Strahlen zwischen B und C auch am stärksten bei der Kohlensäurezerlegung beteiligt sind, schon im Jahre 1869 auf die Möglichkeit eines Zusammenhangs hingewiesen zwischen der Leistungsfähigkeit dieser Strahlen und ihrer durch Umwandlung in Wärme meßbaren Energie.

Die Untersuchungen von Langley und Abney über die Verteilung der Wärme im normalen Sonnenspektrum schienen seine Vermutung zu bestätigen, indem sich herausstellte, daß das Wärmemaximum nicht, wie man früher, unter Vernachlässigung der ungleichen Dispersion in den verschiedenen Spektralbezirken, auf Grund der Versuche mit dem Flintglasprisma angenommen hatte, im Ultra-

rot zu suchen ist, sondern im sichtbaren Teil des Spektrums, zwischen B und C, also gerade an der Stelle des starken Chlorophyll-Absorptionsbandes im Rot. Die Übereinstimmung schien eine geradezu vollkommene zu sein, da nach Abney das Maximum bei 666 liegen sollte und die Mitte des Absorptionsbandes I der Wellenlänge von 664 entspricht. Es schien also hiermit festgestellt, daß die Strahlen, welchen die größte Energie eigen ist, am stärksten bei der Kohlensäurezerlegung tätig sind. Nun haben aber die späteren, in dem Alleghany observatory ausgeführten Untersuchungen Langleys ergeben, daß das bolometrisch gemessene Energiemaximum der Sonnenstrahlung noch weiter nach Gelb zu suchen ist. Die Lage dieses Maximums wechselt mit der Höhe der Sonne. An heiteren Tagen und bei hohem Sonnenstand liegt es etwa bei 550 $\mu\mu$ im Gelbgrün, um sich vor Sonnenuntergang bis nach 650 $\mu\mu$ zu verschieben. Es liegt also das Wärmemaximum bei reinstem Himmel annähernd an der Stelle des Spektrums, dessen Strahlen in unserem Auge den Eindruck stärkster Helligkeit hervorrufen.

Anhänger der älteren, durch Draper, Sachs und seine Schüler vertretenen Vorstellung, wonach das Maximum der Kohlensäurezersetzung zufällig mit dem Maximum der Helligkeit zusammenfallen sollte, möchten geneigt sein, in den Langleyschen Ergebnissen eine Bekräftigung ihrer Ansicht zu finden. Timiriazeff macht aber mit Recht darauf aufmerksam, daß die Langleyschen Ergebnisse bei hohem Sonnenstand und möglichst heiterem Himmel erzielt worden sind und bei Berücksichtigung der anderen Tageszeiten die von ihm hervorgehobene Übereinstimmung noch zu Recht bestehen könne.

Wenn nun auch begreiflich erscheinen mag, warum die Pflanze behufs Zersetzung der Kohlensäure die Strahlen größerer Energie in den Chlorophyllkörnern zurückhält, so sehen wir sie andererseits die grünen Strahlen kaum geschwächt, also unbenutzt, durchlassen, dafür aber die daran grenzenden, stärker brechbaren Strahlen von geringerer Energie — Blau bis Ultraviolett — um so energischer absorbieren, womit die zweite Hebung der Assimilationskurve mit dem zweiten Maximum bei F zusammenhängt. Es ergibt sich hieraus, daß es der Pflanze nicht allein darauf ankommen kann, die Strahlen größerer

Energie auszunutzen. Noch andere Momente müssen herbeigezogen werden, um ein Verständnis der Absorptionserscheinungen im Chlorophyllapparat zu erlangen, wobei wir bei unserem Gedankengang immer von der Voraussetzung ausgehen, daß die Pflanze sich auch andere Strahlen als die, welche sie tatsächlich ausnützt, für den Prozeß der Kohlenstoffaneignung hätte dienstbar machen können. Bei anderer Zusammensetzung der ihr zur Verfügung stehenden Strahlung hätte, nach dieser Voraussetzung, der Absorptionsapparat in seiner Ausbildung eben einen anderen Weg eingeschlagen.

IV.

Biologische Deutung der Chlorophyllabsorption.

Unsere Aufgabe ist es nunmehr, auf Grund biologischer Gesichtspunkte zu erörtern, wie es zu erklären sei, daß die Pflanze gewisse Strahlengruppen in ihrem der Ausnutzung der Sonnenstrahlung dienenden Apparate absorbiert, andere aber unbenutzt durchläßt, weshalb also die Pflanze grün und nicht anders gefärbt ist.

Vorerst sei jedoch das Verhalten des Chlorophyllapparates gegenüber den für unser Auge nicht wahrnehmbaren, infraroten Strahlen erörtert. Das Fehlen jeder Absorption durch das Chlorophyll in diesem Teil des Sonnenspektrums — und nach Engelmann gilt dasselbe für die nicht grünen Chromophylle der Rotalgen, Brauntange usw. — ist durch Donath (Wiedemanns Annalen der Physik, 1896) festgestellt worden. Damit harmoniert die von verschiedenen Forschern (Cailletet, Pfeffer) übereinstimmend festgestellte Tatsache des Fehlens jeder Kohlensäurezerlegung in Blättern, die bloß der Einwirkung dunkler Wärmestrahlen ausgesetzt sind. Dies ist um so bemerkenswerter, als nach Langleys neuesten Forschungen der infrarote Teil des Spektrums 0,8 der gesamten Strahlenenergie enthält, so daß also diese 80 Proz. der Sonnenenergie im Chlorophyllapparat keine Verwendung finden. Engelmann weist bereits auf diesen für die Wärmeökonomie wichtigen Umstand hin, ohne jedoch diesen Gedanken weiter zu verfolgen.

Fassen wir hier bloß die höheren Gewächse ins Auge, bei denen die Kohlensäurezerlegung ihren Sitz in dem zu einer meist dünnen Lamelle ausgebreiteten Laubblatte hat. Dieses Gebilde muß durch seine Organisation befähigt sein, die ihm bald reichlich, bald kärglich zufließende Strahlung in geeigneter Weise zu verwerten: schwache Belichtung muß es nach Kräften ausnutzen, zugleich aber

die mannigfaltigen Gefahren zu starker Bestrahlung vermeiden. Von hervorragender Bedeutung wird, abgesehen von anderen Einrichtungen, vor allem auch eine günstige Auswahl in der ihm zur Verfügung stehenden Sonnenstrahlung sein. Die dunklen Wärmestrahlen sind nun bei direkter Einwirkung der hochstehenden, unverschleierten Sonne dem Blatte überreichlich zugemessen, denn es erhält neben der direkten Bestrahlung auch diejenige, welche von benachbarten erwärmten Gegenständen, von der Erde, von Felsen usw., ausgeht, findet sich also förmlich in einem Kreuzfeuer von dunkler Strahlung. Dieselben dunklen Wärmestrahlen sind es, die, wie wir früher gesehen haben, bei ihrem Gang durch die Atmosphäre weit stärker als die sichtbaren Strahlen geschwächt werden. Dank ihrem großen Wassergehalt müssen sich aber die Gewebe der Pflanzen den infraroten Strahlen gegenüber ähnlich dem Wasser verhalten, welches diese Strahlen in sehr hohem Grade absorbiert. Nach Maquennes[1]) Versuchen mit dem Leslieschen Kubus sollen tatsächlich die dunklen Wärmestrahlen von den Blättern beinahe ebensogut aufgenommen werden wie von einer berußten Fläche. Man wird daher begreifen, warum eine Steigerung der Absorption dieser Strahlen durch ein besonderes Pigment als nicht nur meist überflüssige, sondern oft genug gefährliche Eigenschaft keine allgemeine Verbreitung in den auf Ausnutzung der Sonnenstrahlung angewiesenen Organen zu erwerben vermochte.

Dies schließt nicht aus, daß unter besonderen Umständen in der Pflanze Einrichtungen bestehen können, welche auch die Absorption dunkler Wärmestrahlen gewährleisten. Nur hat die Absorption in solchen Fällen nicht ihren Sitz in den Chromatophoren, sondern im Zellsafte, in welchem rote Farbstoffe enthalten sind, oder in dunkel gefärbten Zellhäuten.

Wenden wir uns nun der Betrachtung des sichtbaren Teils des Sonnenspektrums zu, so fällt zunächst auf, daß die roten Strahlen bis etwa zur Wellenlänge 700 am schwächsten von allen sichtbaren Strahlen durch das Chlorophyll absorbiert werden, eine Eigenschaft,

1) Maquenne, Recherches sur la détermination des pouvoirs absorbants et diffusifs des feuilles. Annales agronomiques I—VI, 1879.

die ihnen mit den dunklen Wärmestrahlen gemeinsam ist. Ob die Verschmähung dieser an der Grenze von Ultrarot liegenden Strahlen in derselben Weise zu verstehen ist, wie wir es plausibel zu machen versuchten für die gesamte dunkle Strahlung, muß ich, in Ermangelung der hierzu notwendigen physikalischen Grundlagen, auf sich beruhen lassen.

Wir treten nun an unsere Hauptaufgabe heran, an die Führung des Nachweises des Zusammenhangs zwischen Absorption und Assimilation in der grünen Pflanze und der Farbe des Himmelslichts.

In dem Spektrum einer alkoholischen Lösung (Fig. 2 Alk.) finden sich, wie wir früher gesehen haben, zwei Gruppen von Absorptionsbändern: I, II, III in der weniger brechbaren Hälfte, V, VI und VII in der stärker brechbaren. Band IV kann, als auf einer Zersetzung des Chlorophylls beruhend, außer acht gelassen werden. Die Bändergruppen vereinigen sich, bei zunehmender Konzentration der Lösung oder falls mehrere übereinander geschichtete Blätter Verwendung finden, zu zwei breiten dunklen Bändern, die durch eine mit Grün ausgefüllte Lücke voneinander getrennt sind. Es sei hier nochmals an die bereits früher besprochenen Kurven der Absorption und Assimilation unserer Figur hingewiesen, deren Verlauf zu vergleichen ist mit demjenigen der Kurven, welche die relative Intensität der verschiedenen Strahlengruppen im diffusen Lichte veranschaulichen.

Die von links oben nach rechts unten verlaufenden drei Linien, die nach der früher mitgeteilten Tabelle von Abney gezeichnet sind, dienen der Darstellung der Intensität der Strahlen in dem durch das trübe Medium der Atmosphäre gegangenen, in seiner Zusammensetzung durch diffuse Reflexion modifizierten Lichte. Linie 1 entspricht der Sonnenhöhe von 30° und einer doppelten Atmosphärendicke; Linie 2 der Sonnenhöhe 19,3°, Atmosphärendicke 3; Linie 3 der Sonnenhöhe 14,3°, Atmosphärendicke 4; Linie 6 der Sonnenhöhe 9,3°, Atmosphärendicke 6. Die bei zunehmender Atmosphärendicke sich steigernde Schwächung der brechbareren, kurzwelligen Strahlen den langwelligeren gegenüber tritt deutlich hervor. Im Dienste der Ausnutzung der hier dominierenden Strahlengruppen von Rot bis Gelb

steht der ihre Absorption vermittelnde grüne Anteil des Rohchlorophylls.

Der Darstellung der relativen Stärke der verschiedenen Strahlengruppen in dem durch ein trübes Medium zerstreuten Lichte, wie es

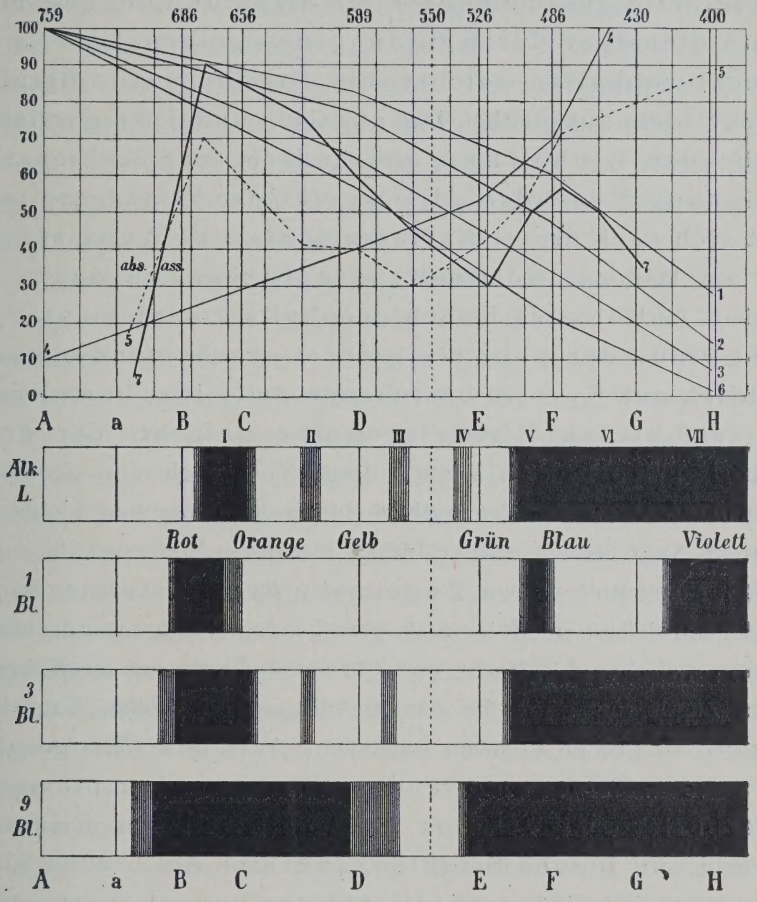


Fig. 2. Die von links oben nach rechts unten verlaufenden Linien, die nach der oben mitgeteilten Tabelle von Abney gezeichnet sind, veranschaulichen die relative Intensität der verschiedenen Strahlengruppen im durch die Atmosphäre gegangenen Lichte (Vorherrschen der langwelligen Strahlen gegenüber den kurzwelligen): Linie 1 entspricht der Sonnenhöhe von 30 °, Atmosphärendicke 2; Linie 2 der Sonnenhöhe von 19,3 °, Atmosphärendicke 3; Linie 3 der Sonnenhöhe 14,3 °, Atmosphärendicke 4; Linie 6 der Sonnenhöhe 9,3 °, Atmosphärendicke 6. Der Darstellung der relativen Stärke der verschiedenen Strahlengruppen in dem durch ein trübes Medium zerstreuten Licht ist die von unten links nach rechts oben verlaufende Linie 4 gewidmet. (Zurücktreten der langwelligen rotgelben Strahlen gegenüber den kurzwelligen in Blau und Violett.) — 5 Absorptionskurve, 6 Assimilationskurve nach Engelmann. — Unter den Kurven zu oberst: Absorptionsbänder einer alkoholischen Chlorophyllösung; darunter die Absorption lebender — 1, 3, 9 — Blätter auf das Normalspektrum bezogen (nach Reinke).

den Pflanzen vom blauen Himmelsgewölbe zufließt, ist die von unten links nach rechts oben streichende Linie 4 gewidmet: Zurücktreten der langwelligen rotgelben Strahlen gegenüber den kurzwelligen in Blau und Violett. Die Pflanze macht sich die derartig zusammengesetzte Strahlung des Himmelslichts dienstbar durch Bildung des gelben Anteils des Rohchlorophylls, welcher die Strahlen von Blau bis Ultraviolett auslöscht. Die aus Gelb und Grün gemischte Farbe der Laubblätter und anderer der Kohlenstoffaneignung dienender, gleich gefärbter Pflanzenteile ergibt sich nach dieser Auffassung als eine Anpassung an die am Himmel dominierenden Farben, zu denen die beiden Anteile des Rohchlorophylls komplementär gefärbt sind: der gelb bis gelbrot erscheinende, hauptsächlich aus Karotin bestehende Anteil ist komplementär zum blauen Himmelsgewölbe gefärbt, der grüne Anteil zu Rotgelb bis Rot, deren Vorherrschen in dem durch das trübe Medium der Atmosphäre hindurchgegangenen Lichte sich unserem Auge jedoch erst bei schon niedrigem Sonnenstande verrät. Es läßt sich mithin die von Engelmann für den einfacheren Spezialfall der am tiefsten im Meere noch gedeihenden Rotalgen entdeckte Beziehung zwischen Lichtfarbe und Chromophyllfarbe, in ihren wesentlichen Zügen, auch für die der Einwirkung des vollen Tageslichts ausgesetzten grünen Pflanzen feststellen. Wie das Chromophyll der in der Tiefe wachsenden Florideen komplementär gefärbt ist zu den dort am wenigsten geschwächten grünen und blauen Strahlen, so treten die beiden Komponenten des Chlorophylls für das unbewaffnete Auge gelb und grün auf, also in Farben, die komplementär sind zu denjenigen, welche am Himmel am stärksten hervortreten, nämlich Blau und Rot.

Es bleibt noch zu erörtern, wie zu verstehen sein mag, daß die Pflanze auf die Absorption und mithin die Ausnutzung des grünen

Lichts verzichtet. Die Möglichkeit auch diese Strahlen für den Prozeß der Photosynthese herbeizuziehen, lehrt unter anderen das Verhalten der Rotalgen, bei denen ja, wie Engelmann gezeigt hat, das Maximum der assimilatorischen Wirkung gerade im Grün liegt. Der Verzicht auf die Ausbeutung der grünen Strahlen erscheint zunächst um so merkwürdiger, als das auf die Wellenlänge 550 $\mu\mu$ fallende Absorptionsminimum in einem Teil des Spektrums liegt, wo die bolometrisch meßbare Energie der Strahlung am größten ist, liegt ja doch nach Langley an heiteren Tagen und bei hohem Sonnenstand das Maximum etwa bei 550 $\mu\mu$, um sich vor Sonnenuntergang bis nach 650 $\mu\mu$ zu verschieben.

Unsere bisherigen Erwägungen haben ergeben, daß der Chlorophyllapparat nicht der Ausnutzung des direkten, ungeschwächten Sonnenlichts, sondern der bei ihrem Gang durch die Atmosphäre veränderten Strahlung angepaßt ist. Ein Blick auf unsere Figur mit den Linien 4 (relative Intensität der verschiedenen Strahlengruppen im zerstreuten Lichte) einerseits und die Linien 1, 2, 3, 6 (relative Intensität in dem direkten Sonnenlichte) andererseits veranschaulicht das Zurücktreten der grünen Strahlen, das eine Mal gegenüber den roten, das andere Mal gegenüber den blauen und violetten, eine Erscheinung, die sich uns, worauf am Anfang dieser Abhandlung bereits hingewiesen wurde, schon bei aufmerksamer Betrachtung des farbenreichen abendlichen Himmels und noch deutlicher beim Anblicke des schneebedeckten Hochgebirges beim Sonnenuntergang bemerkbar macht.

Diesem Umstande wird nun die Pflanze gerecht, indem sie Strahlen, die ihr in der Regel in höherem Grade als andere geschwächt zufließen, bei direkter Einwirkung des Sonnenlichts aber die Gefahr zu starker Erwärmung mit sich führen würden, so gut wie ungeschwächt durchläßt.

Das grüne Pflanzenkleid der Erde erklärt sich somit als eine Anpassung an die Zusammensetzung des diffusen Lichts. Die Blätter erscheinen in einer Färbung, die zusammengesetzt ist aus den Farbetönen, die komplementär sind zu den im diffusen Lichte vorherrschenden Strahlen-

gruppen, welche das Chlorophyll absorbiert. Nicht ausgelöscht wird das, anderen Farben gegenüber am Himmel zurücktretende Grün, das auf unser Auge vielleicht deshalb um so wohltuender wirkt, als wir seine Gegenwart am Himmel vermissen.

Am Ende unserer Ausführungen angelangt, haben wir noch Stellung zu nehmen zu dem bereits in der Einleitung erwähnten Erklärungsversuch der Laubfärbung, den Eug. Dubois gegeben hat in seiner Abhandlung über „die Klimate der geologischen Vergangenheit und ihre Beziehung zur Entwicklungsgeschichte der Sonne." Nymwegen und Leipzig 1893. Von seinen Erörterungen, die den Einfluß der Zusammensetzung der Sonnenstrahlung auf die Ausbildung pflanzlicher und tierischer Wesen zum Gegenstand haben, interessieren uns hier nur diejenigen, welche sich auf die Laubfärbung beziehen. Während nach unserer Auffassung die grüne Farbe des Chlorophylls verstanden werden kann als eine Anpassung der Pflanze an die Zusammensetzung des diffusen Lichtes, wie es ihr in der Jetztzeit zugeteilt ist, zieht Dubois die Vergangenheit herbei, um zum Verständnis der Chlorophyllabsorption zu gelangen.

Die grüne Pflanze der Gegenwart verdankt nach ihm ihre Farbe den großen Änderungen, welche die Sonnenstrahlung im Laufe der Zeiten durchgemacht hat. Dubois findet es höchst merkwürdig, daß im Gegensatz zur anorganischen Natur, wo die lichtempfindlichen Substanzen fast nur von den stärker brechbaren Strahlen zerlegt werden, der bei den Pflanzen durch Vermittelung des Chlorophylls vor sich gehende Zerlegungsprozeß nicht auch in erster Linie durch die „chemischen" Strahlen am violetten Ende des Spektrums, sondern durch die energischsten beeinflußt werde. Die Kurve, welche den Helligkeitswert der Farben des Spektrums darstellt, erreicht ihren Gipfelpunkt in der Nähe der Mitte des Spektrums und sinkt nach den beiden Enden zu ab; dieser Lichtkurve entspricht beinahe vollkommen die Assimilationskurve. Da nun nach Langley das Maximum der Energie der Sonnenstrahlung, nicht wie man

früher angenommen hatte, im Ultrarot, sondern im Gelb liegt, so ergibt sich die bemerkenswerte Tatsache, daß die drei Maxima in ihrer Lage übereinstimmen. In dieser Übereinstimmung erblickt Dubois eines der schönsten Beispiele der Anpassung der Organismen an die Umgebung und an die Verhältnisse, in denen sie leben. Unter einer gelben Sonne — und in diesem Stadium befindet sich jetzt dieses Gestirn — muß es im Kampf ums Dasein in der Tat ein großer Vorteil sein, wenn die gelben Strahlen die Ernährung der Pflanzen am meisten befördern. Wie in der Jetztzeit sich das Chromophyll dem Lichte einer gelben Sonne angepaßt hat, so hatte es sich einst auch dem Lichte einer Sonne, die reich war an blauen und violetten Strahlen, und einer Sonne mit überwiegenden orangen und roten Strahlen angepaßt, und es liegt auf der Hand, die starke Extinktion gerade dieser unter den gegenwärtigen Sonnenstrahlen als Nachklänge und ihre heutigen Wirkungen als physiologische Homologien der Assimilationsprozesse aus jenen Zeiten zu betrachten. Die assimilierende Wirkung muß stets auch mit Extinktion Hand in Hand gehen, und so kann man sich vorstellen, wie durch eine geringfügige Änderung der Molekularstruktur, anstatt chemischer Wirkung, Arbeit in anderer Form geleistet wird und daß also, als jene abnahm, die betreffenden Strahlen der Extinktion, aber nur durch Fluoreszenz und Wärme, unterworfen blieben. Im Orange scheint dieser Abänderungsprozeß noch im Fortgange begriffen, und als physiologisches Rudiment ist dann wieder die relativ stark assimilierende Wirkung der Orangestrahlen aufzufassen. Während des unermeßlich langen Zeitraumes, da die spezifisch chemischen blauen Strahlen die vorherrschenden waren, muß die Anpassung an diese sehr vollkommen und eng und ihre assimilierende Wirkung sehr kräftig geworden sein, und in der Übergangszeit zum gelben Stadium der Sonne, wo die blauen Strahlen immer noch sehr reichlich vorhanden waren, wird diese Anpassung sich lange erhalten haben, in ähnlicher Weise, wie heute die an die Orangestrahlen. Aber wegen ihrer Vollkommenheit und der starken Wirkung der betreffenden Strahlen würde Anpassung an die damals vorherrschenden Strahlen zwischen Blau und Gelb ohne Nutzen gewesen sein und demzufolge ist diese nie in merklicher Weise zustande gekommen.

In diesem Zusammenhange betrachtet, verdankt die Flora der Jetztzeit ihre schöne Smaragdfarbe jenen großen Änderungen, welche die Sonnenstrahlung im Laufe der Zeiten erlitten hat.

Dies, zum Teil mit den eigenen Worten des Verfassers, der von Dubois aufgestellte Gedankengang. Auf eine kritische Erörterung der hypothesenreichen Ausführungen, in welchen mir der Einfluß der Vererbung im Verhältnis zu demjenigen der Anpassung zu hoch bewertet scheint, können wir um so eher verzichten, als unsere Betrachtung ergeben hat, daß die Farbe der Assimilationsorgane als eine Anpassung an die jetzt auf die Pflanzen einwirkende Strahlung verstanden werden kann. Man braucht deshalb nicht mehr zur Vergangenheit zurückzugreifen, um zu ihrem Verständnis zu gelangen. Es kann wohl sein, daß in andern Epochen der Erdgeschichte die der Erdoberfläche zufließende Sonnenstrahlung eine andere Zusammensetzung gehabt hat und die damals lebenden pflanzlichen Organismen eine entsprechende, von der jetzigen abweichende Chromophyllfärbung besessen haben mögen. Mit der Änderung der Qualität der Sonnenstrahlen dürfte doch die weit rascher sich abspielende Umänderung des Chromophyllfarbstoffs Schritt gehalten haben, so daß mit jeder Änderung der Sonnenstrahlung die entsprechende Änderung der Absorption sich eingestellt haben würde. Aber selbst wenn die von Dubois angenommenen Variationen der Sonnenstrahlung sich tatsächlich noch nach dem Auftreten des Pflanzenlebens abgespielt haben sollten, so wäre immer noch durch die Wirkung der Atmosphäre auf die Sonnenstrahlung die Zusammensetzung des diffusen Lichtes beeinflußt worden, und zwar in derselben Richtung, in gewissen Zeiten aber wohl auch stärker, als dies heute der Fall ist.

Wenn man, von unserem Standpunkte aus, die Auffassung von Dubois nicht für begründet halten kann, so wird man ihm doch das Verdienst nicht absprechen, zuerst den eingehenden Versuch gewagt zu haben, die selektive Absorption im Chlorophyll mit der Qualität der auf die Pflanzen einwirkenden Sonnenstrahlung im Zusammenhang zu behandeln.

V.

Assimilation bei verschiedener Zusammensetzung des Himmelslichts.

Die Versuche, welche zur Erforschung der Leistungsgröße der verschiedenen Teile des Sonnenspektrums bei der Kohlensäurezerlegung ausgeführt worden sind, fanden ganz vorwiegend unter Benutzung des direkten Sonnenlichts statt. Die hierbei erhaltenen Resultate lehren, was sich bei Bestrahlung mit weißem Lichte ereignet, geben aber kein richtiges Bild von dem Anteil, der den verschiedenen Spektralbezirken bei dem Prozeß der Kohlensäureassimilation unter den in der Natur gegebenen Verhältnissen zukommt.

Timiriazeff (vgl. S. 25) hat den Anteil, welcher den Strahlen der brechbareren Hälfte des Sonnenspektrums bei dem Vorgang der Kohlensäurezerlegung zukommt, unter Berücksichtigung der verschieden starken Dispersion des Lichts der verschiedenen Bezirke, genauer zahlenmäßig festgestellt. Es gelang ihm zu zeigen, daß, wenn die Menge der unter dem Einfluß der Strahlen der gelben Hälfte des Spektrums reduzierten Kohlensäure gleich 100 gesetzt wird, die Wirkung der blauen Hälfte nicht weniger als 54, also mehr als die Hälfte beträgt. Timiriazeff ist zu diesem Ergebnis bei Anwendung des direkten Sonnenlichts gelangt.

Unsere bisherige Untersuchung hat nun aber ergeben, daß man zur Erlangung des Verständnisses der Chlorophyllabsorption nicht bloß das weiße Tageslicht berücksichtigen darf, sondern auch den Veränderungen Rechnung tragen muß, welche das Sonnenlicht beim Gang durch das trübe Medium der Atmosphäre erleidet. Besonders wichtig ist auch die Berücksichtigung des blauen Himmelslichts, von dem die Pflanzen oft genug ganz vorwiegend bestrahlt werden, und des von

Wolken reflektierten Lichtes, das, wie aus den Untersuchungen von E. Köttgen hervorgeht, gleichfalls besonders reich an brechbareren Strahlen ist. Erinnert man sich weiter der besonders von Wiesner hervorgehobenen Eigenschaft der Laubblätter, ihre Spreite senkrecht zum dominierenden diffusen Himmelslicht zu stellen, so wird man die Berechtigung erneuter vergleichender Untersuchungen auch bei rein blauem und mehr oder weniger bedecktem Himmel zugeben. Es ist zu erwarten, daß das von Timiriazeff angegebene Verhältnis in den Leistungen der beiden Spektrumhälften sich unter Umständen noch weiter zugunsten der Strahlen der brechbareren Hälfte verschieben wird.

Was ich hier von auf dem Wege der Gasblasenzählung gewonnenen Versuchsergebnissen mitzuteilen vermag, soll nur andere für derartige Arbeiten geschultere Forscher veranlassen, die hier angeregte Frage, welcher die in dieser Abhandlung dargelegten Gesichtspunkte erneutes Interesse verleihen, durch kritische, mit allen erforderlichen Kautelen durchgeführte Untersuchungen weiter zu fördern, wobei die vortreffliche, weiter unten zu erwähnende Arbeit von Gabrielle Matthaei als Muster dienen kann.

Die von mir angewendete Versuchsanstellung war folgende. In zylindrischen Glasgefäßen untergebrachte, an einem Glasstabe befestigte Sprosse von Elodea canadensis, aus deren nach oben gekehrten Schnittflächen ein leicht zu zählender Gasblasenstrom entwich, wurden nacheinander dem ungeschwächten Himmelslichte, der gelben und der blauen Hälfte des Spektrums ausgesetzt. Verwendung fanden eine doppelwandige, mit gesättigter Kalibichromatlösung gefüllte Glocke und eine blaue Zsigmondy-Glocke, welche gegenüber den mit einer Lösung von Kupferoxydammoniak gefüllten Glocken den Vorzug bietet, sämtliche Strahlen der minder brechbaren Hälfte zu absorbieren. Nur bei kräftigstem Sonnenschein ergab die spektroskopische Untersuchung noch die Gegenwart eines schwachen roten Streifens an der bekannten Stelle, ein Umstand, der aber die Brauchbarkeit der mitzuteilenden Beobachtungen nicht wesentlich zu beeinträchtigen vermag.

Vermittelst eines Chronographen wurde jedesmal der Zeitraum festgestellt, innerhalb welchem eine bestimmte Zahl von Gasblasen (10 oder 20) aus der Schnittfläche entwich. Zur Verwendung kamen nur solche Sprosse, bei welchen die genannte Blasenzahl innerhalb eines Bruchteils einer Minute zur Ausscheidung gelangte. So war es möglich, rasch nacheinander, in wenigen Minuten, eine ganze Reihe von Beobachtungen auszuführen, was bei der in unseren Klimaten oft rasch wechselnden Beschaffenheit des Himmelslichts in hohem Grade erwünscht ist.

Versuche bei blauem Himmel.

I. 8. Mai, abends 7 Uhr. Nordseite eines Gebäudes. Himmel wolkenlos, aber sehr hellblau. Wassertemperatur 30°.

(ohne Glocke) Zwanzig Blasen entweichen in 6,6 Sekunden
(blaue „) „ „ „ „ 18,3 „
(gelbe „) „ „ „ „ 9,7 „

II. 18. Juli, nachmittags zwischen 4 und 5 Uhr. Nordseite eines Gebäudes. Himmel rein dunkelblau. Wassertemperatur 27°.

(ohne Glocke) Zehn Blasen in 7 Sekunden
(gelbe „) „ „ „ 13,5 „
(blaue „) „ „ „ 15,5 „
(ohne „) „ „ „ 7 „

III. 25. Juni, 4 Uhr. An einem nach Norden schauenden Fenster. Himmel hell weißlichblau, wolkenlos. Wassertemperatur 22°.

(blaue Glocke) Zehn Blasen in 13,7 Sekunden
(gelbe „) „ „ „ 6 „
(ohne „) „ „ „ 3 „
(blaue „) „ „ „ 14,7 „
(gelbe „) „ „ „ 5,7 „
(ohne „) „ „ „ 3 „

IV. 27. Juli, 11 Uhr. Himmel wolkenlos, hellblau.

(blaue Glocke) Zehn Blasen in 20 Sekunden
(gelbe „) „ „ „ 18,5 „
(ohne „) „ „ „ 13,3 „
(blaue „) „ „ „ 29 „
(ohne „) „ „ „ 14,5 „

Aus den mitgeteilten Zahlen ergibt sich, daß bei Beleuchtung durch blaues Himmelslicht die Leistung der blauen Spektrumhälfte bald mehr als die Hälfte derjenigen der gelben betrug, ja nahe an sie heranreichte, stets eine relativ beträchtliche war. In ihrer vollen Größe konnte sie indes bei meinen Versuchen nicht zur Geltung gelangen, da das von entfernteren hellen Gebäuden reflektierte Sonnenlicht nicht völlig ausgeschlossen war. Es ist daher zu erwarten, daß bei sehr reinem, tiefblauem Himmel, wie er besonders in höheren Gebirgen, in trockenen Erdstrichen, in dem mitteleuropäischen Klima aber nur selten zu finden ist, das Verhältnis sich noch weiter zugunsten der brechbareren Spektrumhälfte verschieben wird.

Bei heiterem Wetter und wolkenlosem Himmel ist das Blau am reinsten und tiefsten am nördlichen Firmament. Mit der Annäherung zur Sonne wird es, durch zunehmende Beimischung von Weiß, heller und heller. Dementsprechend verschiebt sich bei Versuchen, die am Südfenster vorgenommen werden, das Zahlenverhältnis der Gasblasen zuungunsten der blauen Spektrumhälfte.

V. 3. Juli, 11 Uhr. Versuch am Nordfenster begonnen. Himmel hellblau. Wassertemperatur 33°.

(weiße	Glocke)	Zehn	Blasen	in	4	Sekunden
(gelbe	„)	„	„	„	9	„
(blaue	„)	„	„	„	11	„
(gelbe	„)	„	„	„	10,7	„
(blaue	„)	„	„	„	13,7	„
(gelbe	„)	„	„	„	12	„
(ohne	„)	„	„	„	6	„

Fortsetzung des Versuchs an einem Südfenster. Objekt dem direkten Sonnenlichte entzogen, nur vom hellblauen Himmelslicht getroffen.

(weißes	Licht)	Zehn	Blasen	in	5	Sekunden
(gelbes	„)	„	„	„	11,7	„
(blaues	„)	„	„	„	35	„
(gelbes	„)	„	„	„	12	„
(weißes	„)	„	„	„	5	„

Während am Nordfenster die blaue Hälfte in ihrer Leistung nur wenig gegenüber der gelben zurückstand, sank sie am Südfenster,

bei Ausschluß des direkten Sonnenlichtes, beinahe auf ein Drittel jener herab. Noch mehr trat sie zurück, als bei den Experimenten am Südfenster der Sonne der Zutritt nicht verwehrt wurde. Besonders lehrreich in dieser Beziehung ist folgende Reihe von Versuchen, bei welchen die Elodeasprosse rasch nacheinander am Süd-, Ost- und Nordfenster dem Himmelslichte ausgesetzt waren.

VI. Mittagszeit. Tiefblauer Himmel.

Zwanzig Blasen traten aus:

Südfenster	weißes	Licht in	8,2	Sekunden
	gelbes	„ „	10	„
	blaues	„ „	59,5	„
Ostfenster	weißes	Licht in	16,3	Sekunden
	gelbes	„ „	23	„
	blaues	„ „	45	„
Nordfenster	weißes	Licht in	19,5	Sekunden
	gelbes	„ „	33	„
	blaues	„ „	40	„

Während also am Südfenster, wo die Pflanze der direkten Sonne und dem stark mit weiß gemischten blauen Himmelslicht ausgesetzt war, unter blauer Glocke sechsmal weniger Blasen entwichen als im gelben Lichte, war am Ostfenster das Verhältnis zugunsten des blauen Lichtes schon so weit verschoben, daß in derselben Zeit etwa die Hälfte der Blasen ausströmte. Am Nordfenster endlich, wo der Pflanze die Strahlung vom tiefer blauen Himmel zufloß, stellte sich ein noch günstigeres Verhältnis heraus, indem unter blauer Glocke je eine Blase in 4 Sekunden austrat, während unter gelber Glocke zwischen der Ausscheidung zweier Blasen 3,3 Sekunden verstrichen.

Versuche bei bewölktem Himmel.

VII. 26. Juni, 5 Uhr. Nordfenster. Himmel gleichmäßig grau. Wassertemperatur 21°.

(weißes	Licht)	Zehn Blasen in	3	Sekunden
(gelbes	„)	„ „ „	4	„
(blaues	„)	„ „ „	6,25	„
(gelbes	„)	„ „ „	4	„
(weißes	„)	„ „ „	3	„

VIII. 16. Juli, 12 Uhr. Nordfenster. Himmel mit weißgrauen Wolken. Wassertemperatur 21°.

(blaues Licht)	Zehn	Blasen	in 6	Sekunden
(gelbes „)	„	„	„ 4	„
(weißes „)	„	„	„ 3	„
(blaues „)	„	„	„ 6	„
(gelbes „)	„	„	„ 4	„
(weißes „)	„	„	„ 3	„

Die bei partiell bewölktem Himmel gemachten Beobachtungen ergaben, wie zu erwarten, sehr schwankende Zahlenverhältnisse. Tritt am sonst blauen Himmel eine weiße Kumuluswolke auf, so verschiebt sich das Verhältnis sofort zuungunsten des blauen Lichtes. In etwas gleichmäßigeren Reihen treten sie in die Erscheinung bei gleichmäßig trüber Atmosphäre. Hier ist oft, entsprechend den Angaben von E. Köttgen über den größeren Reichtum an brechbareren Strahlen, eine relativ starke Wirkung (2 gegen 3) der blauen Spektrumhälfte zu beobachten. In anderen Fällen war sie, wie aus den mitgeteilten Zahlen zu ersehen, viel geringer, ohne daß ich imstande gewesen wäre, dies aus der Farbenwirkung des Himmels auf das Auge vorauszusehen.

Die mitgeteilten Versuche bedürfen nach verschiedenen Seiten der Verfeinerung und Erweiterung. Insbesondere muß hervorgehoben werden, daß die blaue Glocke eben noch genug Licht durchließ, um die Zählung der Gasblasen zu ermöglichen, während unter der gelben Glocke das Entweichen der Blasen auch aus größerer Entfernung leicht beobachtet werden konnte. Diese Versuche sind daher noch keineswegs geeignet, eine richtige Vorstellung von der Leistungsgröße der blauen Spektrumhälfte zu geben, deren Bedeutung bei der Kohlensäurezerlegung unter den in der Natur gegebenen Bedingungen noch weit größer sein dürfte, als es nach den Angaben von Engelmann und Timiriazeff der Fall zu sein schien. Doch bestätigen sie schon jetzt die Richtigkeit der auf vergleichend biologischen Erwägungen beruhenden Auffassung von dem Zusammenhang zwischen Laubfarbe und Himmelslicht.

VI.

Regulierung der Absorption der Sonnenstrahlen.

Die biologische Betrachtungsweise hat uns dahin geführt, die selektive Absorption des Chlorophylls als eine Anpassung an die bei ihrem Gang durch die Atmosphäre veränderte Sonnenstrahlung zu betrachten. Die Pflanze macht sich hauptsächlich diejenigen Strahlen durch Absorption dienstbar, die am konstantesten im diffusen Tageslicht vorhanden sind und ihr mithin am häufigsten zur Verfügung stehen. Wir sind also bei der Deutung der Chlorophyllfarbstoffe zu einem Ergebnis gelangt, welches aufs schönste harmoniert mit der von Julius Wiesner[1]) auf Grund seiner wichtigen und umfassenden Untersuchungen aufgestellten Lehre von der vorwiegenden Bedeutung des diffusen Lichts gegenüber derjenigen der direkten Sonnenstrahlen. Die von Wiesner als fixe Lichtlage bezeichnete Stellung der Blattspreite erfolgt in unserem Klima in der Regel senkrecht zur Richtung des stärksten diffusen Lichts. Sie gestattet für die größtmöglichste Zeitdauer die stärkste Beleuchtung, da die Pflanze mit Rücksicht auf die häufige Umwölkung des Himmels hauptsächlich auf das diffuse Licht angewiesen ist. Zwar fehlt es nicht an Gewächsen, deren Blattspreiten dem Laufe der Sonne zeitweise folgen und, wenigstens in den Morgen- und Abendstunden, annähernd senkrecht zur Fläche von der direkten Sonnenstrahlung getroffen werden. Wir finden

---

1) J. Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche, II. Teil. Denkschriften der math.-naturw. Klasse der Akademie der Wissenschaften zu Wien, Bd. XLIII, 1880. — Vgl. auch S. 80 ff. der Festschrift: Wiesner und seine Schule, 1903, wo die zahlreichen einschlägigen Arbeiten Wiesners referiert sind; ferner die von ihm selbst gegebene, in manchen Punkten ergänzte und erweiterte Darstellung: Der Lichtgenuß der Pflanzen. Photometrische und physiologische Untersuchungen mit besonderer Rücksichtnahme auf Lebensweise, geographische Verbreitung und Kultur der Pflanzen. Leipzig, bei Engelmann, 1907.

dies unter anderen bei der von Vöchting[1]) studierten Malva verticillata und Verwandten, bei den Variationsbewegungen ausführenden Blättern von Papilionaceen (z. B. Trifolium pratense, Medicago sativa), alles raschwüchsige Pflanzen mit starkem Nährsalzbedürfnis[2]), für welche die durch starke Erwärmung begünstigte Transpiration förderlich ist.

Wenn nun auch die Einstellung der Assimilationsorgane in die fixe Lichtlage bei diffuser Bestrahlung eine äußerst vorteilhafte ist, so würde sie doch oft genug versagen, falls nicht Einrichtungen getroffen wären, die einem Übermaß von Absorption entgegenwirkten. Die hieraus erwachsenden Gefahren drohen den Assimilationsorganen nicht nur, wenn sie senkrecht zur Fläche von der Sonne bestrahlt werden, sondern auch dann, wenn die von Wolken oder irdischen Gegenständen reflektierte Strahlung überreich bemessen ist.

Die Einrichtungen, durch welche die Pflanze befähigt ist, einem Übermaß von Absorption entgegenzuwirken, sind äußerst mannigfaltig. Es kann nicht unsere Aufgabe sein, sie hier im einzelnen aufzuführen, gehört ja das Kapitel der Schutzeinrichtungen der Assimilationsorgane gegen intensive Besonnung zu den mit besonderer Vorliebe behandelten Kapiteln der Pflanzenbiologie[3]). Es soll hier nur auf einige allgemeine Gesichtspunkte hingewiesen werden, wobei sich Gelegenheit bieten wird, einige bisher nicht hinreichend geklärte Fragen zu erörtern und die von der herrschenden Meinung abweichende eigene Ansicht zu entwickeln, zu der ich auf Grund der in den vorhergehenden Abschnitten mitgeteilten Vorstellung von der Biologie des Chlorophyllfarbstoffs gelangt bin.

Bei der Ausbildung und Einstellung des Apparates, welcher der Ausnutzung der Sonnenstrahlung dient, muß die Pflanze derart verfahren, daß unter den Verhältnissen, wie sie Klima und Standort

---

1) H. Vöchting, Über die Lichtstellung der Laubblätter. Bot. Zeitung 1888, Nr. 32.

2) Vgl. E. Stahl, Über den Pflanzenschlaf uud verwandte Erscheinungen. Bot. Zeitung 1897, S. 88.

3) Eine Zusammenstellung der Literatur findet man, nebst den Ergebnissen eigener Versuche, mitgeteilt in einer Abhandlung von K. Baumert: Experimentelle Untersuchungen über Lichtschutzeinrichtungen an grünen Blättern. Cohns Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. IX, Heft 2.

mit sich bringen, die ihr zur Verfügung stehende Strahlung in hinreichendem Maße aufgefangen und absorbiert werden kann, unter gleichzeitiger Vermeidung der mit zu starker Absorption verbundenen Gefahren. Angesichts der beträchtlichen Intensitätsschwankungen, welche die Strahlung bei wechselnder Höhe der Sonne und verschiedenem Reinheitsgrad der Atmosphäre erleidet, wäre dies durch ein konstantes, nicht veränderungsfähiges Verhalten des Apparates nicht zu erreichen.

Bei dauernder Einstellung auf geringe Strahlenintensität würde er zwar unter diesen Umständen am meisten leisten können, andererseits aber bei Steigerung der Strahlungsstärke früher oder später unter den Folgen übermäßiger Absorption in seinen Leistungen beeinträchtigt oder gar dauernd geschädigt werden können.

Einstellung auf die an dem Wohnorte mögliche maximale Strahlungszufuhr wäre andererseits wieder mit dem Nachteil verbunden, die in geringerer Intensität zufließende Strahlung nicht hinreichend verwerten zu können. Es dürften wohl keine Pflanzen existieren, deren Assimilationsorgane nicht fähig wären, durch Regulierung der Absorptionsgröße mehr oder weniger den Schwankungen der Strahlungsintensität gerecht zu werden, wie sie die verschieden hellen Standorte, wechselnder Höhestand der Sonne und Bewölkung mit sich bringen.

Erreicht wird dies einerseits durch am ausgewachsenen Organ nicht mehr wandelbare, stabile Einrichtungen, welche die gröbere Einstellung vermitteln, andererseits durch veränderliche, variable Einrichtungen, die auch in den fertigen Organen noch eine feinere Einstellung bewerkstelligen, so daß der im Laufe des Tages innerhalb weiter Grenzen schwankenden Bestrahlungsintensität Rechnung getragen werden kann.

Von dauernden Einrichtungen nenne ich, ohne den Anspruch auf Vollständigkeit erheben zu wollen, die Gestalt und Stellung der Assimilationsorgane, speziell der Laubblätter zur Strahlungsrichtung mit den bei manchen Gewächsen möglichen beiden Extremen der Flächenstellung und Profilstellung; ferner glatte, glänzende Oberflächenbeschaffenheit, die mehr oder weniger reiche Ausbildung

von Haarfilz, alles Struktureinrichtungen, welche geeignet sind, die Strahlung mehr oder weniger stark zurückzuwerfen; endlich die ebenfalls, je nach der Beschaffenheit des Standorts, an welchem das Organ zur Ausbildung gelangt ist, oft recht verschiedene Ausgestaltung der inneren Struktur des Assimilationsgewebes, wie sie bei Sonnen- und Schattenblättern zutage tritt.

Diesen dauernden Einstellungen, infolge deren der Pflanzenteil ein für allemal der auf ihn einfallenden, innerhalb weiter Grenzen an Stärke wechselnden Strahlung ausgesetzt ist, stehen andere gegenüber, die in vielen Fällen mit den ersteren sich kombinieren und es auch den ausgebildeten Assimilationsorganen noch ermöglichen, der wechselnden Strahlungsintensität gerecht zu werden.

Viele niedere Gewächse ohne festsitzende Lebensweise, wie die schwärmsporenlosen Algen mit beweglichem Thallus (Conjugaten, Diatomeen, Oscillarieen usw.), die schwärmenden Kolonien der Volvocineen, die Schwärmsporen festsitzender Algen sind fähig, durch Eigenbewegungen die optimale Beleuchtung aufzusuchen, indem sie bei überoptimaler Intensität, sich vom Lichte zurückziehen, bei unteroptimaler sich dagegen nach stärker belichteten Orten hinbewegen[1]). Bei höheren Gewächsen ist die Fähigkeit der völlig ausgewachsenen Assimilationsorgane durch wechselnde Stellung ihrer Flächen zum Sonnenlicht — auch hier wieder mit den beiden Extremen der Flächen- und Profilstellung — der veränderlichen Strahlungsintensität Rechnung zu tragen, auf einige wenige Pflanzenfamilien beschränkt, deren Blattspreiten die bekannten, an Gelenkpolster gebundenen Variationsbewegungen ausführen (Marsilliaceen, Marantaceen, Leguminosen, Oxalideen usw.).

Der verschiedene Sättigungsgrad der grünen Farbe der Assimilationsorgane.

Den Gewächsen, welchen die Fähigkeit abgeht, durch veränderliche Stellung der ganzen Assimilationsorgane zur Sonnenstrahlung den Lichtgenuß zu regulieren, steht trotzdem ein Weg offen, die

1) Vergl. Oltmanns, Über die photometrischen Bewegungen der Pflanzen. Flora 1892.

Intensität der Absorption nach Bedarf zu vergrößern oder zu verringern: es ist dies der verschiedene Sättigungsgrad der grünen Farbe, an welche die Absorption der sichtbaren Strahlung gebunden ist.

Die Betrachtung der Laubblätter, sowohl bei auf- wie durchfallendem Lichte, läßt erkennen, daß der Grad der Sättigung ein recht verschiedener sein kann und oft innerhalb weiter Grenzen wechselt je nach der Bestrahlungsstärke, der sie ausgesetzt gewesen sind. Blätter einer und derselben Art, die bei trübem Wetter oder an schattigen Standorten tiefgesättigtgrün erscheinen, nehmen bei voller Besonnung, nach kürzerer oder längerer Frist, vorübergehend oder dauernd eine viel hellere Färbung an, was zur Folge hat, daß ein nicht geringer Prozentsatz der Strahlung, welche das dunkler gefärbte Blatt absorbierte, nunmehr durchgelassen wird.

Die Ursachen, welche dem bei intensiver Bestrahlung eintretenden Erbleichen der Assimilationsorgane zugrunde liegen, sind zweierlei Art: Abnahme des Chlorophyllfarbstoffs oder gewisser seiner Bestandteile, ein Vorgang, der sich, wenigstens an ausgebildeten Teilen, nur langsam abzuspielen pflegt; rasch, oft schon nach etwa einer Viertelstunde sich einstellende Umlagerungen und Gestaltveränderungen der Chlorophyllkörner, die beide dahin führen, daß bei Besonnung die Lichtstrahlen in weit größerem Maße zwischen den grünen Körnern durch die farblosen Bestandteile des Zellinnern hindurchgehen, was eine ganz beträchtliche, allerdings noch nicht experimentell festgestellte Herabminderung der Absorption im Chlorophyll zur Folge haben muß.

Umlagerung und Gestaltveränderung der Chlorophyllkörner.

Die Fähigkeit, die Absorption der Sonnenstrahlung durch wechselnde Stellung oder Gestaltveränderungen der Chlorophyllkörner zu regulieren, dürfte sich, wenn auch in sehr verschieden hohem Grade, bei allen Gewächsen finden, deren Kohlenstoffaneignung auf photosynthetischem Wege vor sich geht. Die Regulierung der Strahlungsabsorption wird in der Weise erzielt, daß bei geringeren Lichtintensitäten die den Farbstoff führenden Schirme, die Chlorophyllkörner, dem Lichte eine

größere Fläche darbieten, als wenn sie starker Belichtung ausgesetzt sind. In bezug auf die ziemlich komplizierten Einzelheiten der Vorgänge und die Art und Weise, wie dieselben sich abspielen — Flächenstellung der mehr oder weniger abgeflachten Farbstoffträger senkrecht zum Strahlengang, Profilstellung, wobei die Scheiben der Lichtquelle eine Kante zuwenden, intermediäre Stellungen, Ballung der Chlorophyllkörner, wobei die einen die anderen beschatten, ferner die besonders bei Algen sehr mannigfaltigen Gestaltveränderungen — muß auf die einschlägige, ziemlich ausgedehnte Literatur verwiesen werden [1]). Hier sei nur auf einige leicht auszuführende, längst bekannte Versuche aufmerksam gemacht, welche zeigen, in welch hohem Grade die Lage- und Gestaltveränderungen der Chlorophyllkörner, welche der hauptsächlichste Sitz der Absorption der sichtbaren Strahlen sind, die Größe der Absorption beeinflußt werden kann.

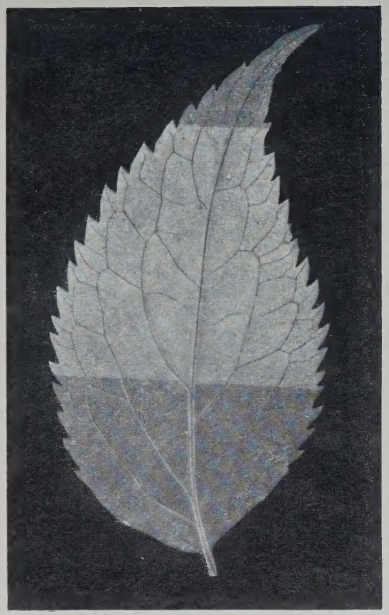
Wir entnehmen einem schattig stehenden Hollunder (Sambucus nigra) eine möglichst gesund aussehende Blattfieder, legen sie auf durchnäßtes Filtrierpapier, auf den Boden eines Tellers, bedecken einen Teil der Spreite mit einem dicken, opaken Papierstreifen und setzen das Ganze der unverschleierten Sonne aus, so daß deren Strahlen normal zur Blattspreite einfallen.

Je nach dem Alter des Blattes und der Intensität des Sonnenlichtes wird bald früher, meist schon nach etwa 20 Minuten, bald später ein sich allmählich steigernder Kontrast zwischen den vor Besonnung geschützten und nicht geschützten Spreitenteilen wahrzunehmen sein. Sowohl bei auffallendem, wie bei durchfallendem Lichte erscheint die der ungeschwächten Insolation ausgesetzte Blattpartie um ein bedeutendes heller, bleicher als diejenige, welche vor zu greller Beleuchtung durch den Papierstreifen geschützt war und ihren sattgrünen Farbenton beibehalten hat.

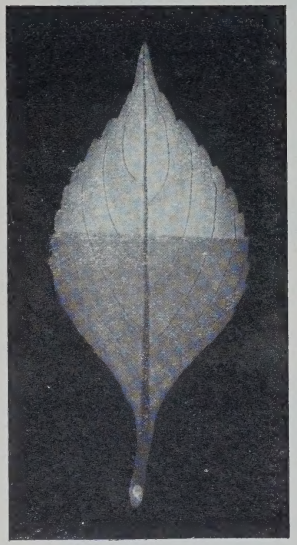
In der besonnt gewesenen, nunmehr gebleichten Stelle halten die Chlorophyllkörner im Schwammparenchym genau die Profilstellung

---

1) Das wertwolle Buch von G. Senn (Die Gestalts- und Lageveränderung der Pflanzenchromatophoren, Leipzig 1908), welches neben einer sehr eingehenden Behandlung der Literatur eine auf mehrjährigen Studien fußende zusammenfassende Behandlung enthält, ist erst nach Abschluß dieses Manuskriptes in meine Hände gelangt.



a



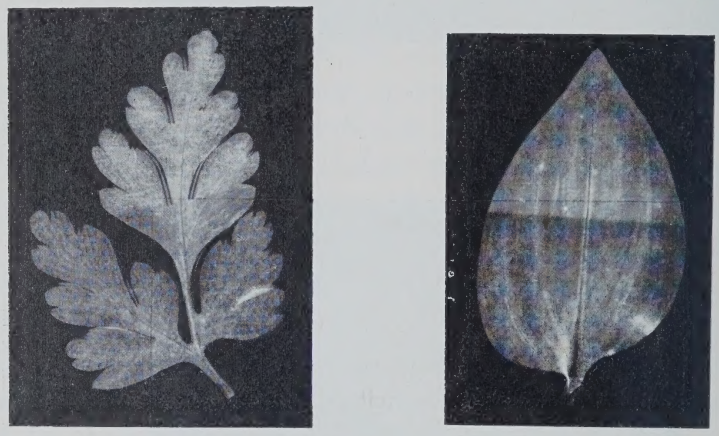
b

c

4*

Fig. 3. Autophotogramme von Blattspreiten zur Demonstration des Einflusses der bei Besonnung eintretenden Umlagerung der Chlorophyllkörner auf die Absorption der Sonnenstrahlung. *a* Fieder von Sambucus nigra, *b* u. *c* Blätter von Impatiens Sultani. Bei Sambucus hatte ein Papierstreifen quer über der Spreite gelegen, bei den beiden andern Blättern hatte der obere Teil Schutz empfangen. Nachdem in den besonnten Teilen starkes Erbleichen eingetreten war, wurden die oberflächlich abgetrockneten Blätter in einen Kopierrahmen auf Kopierpapier gelegt und in der Richtung, in der sie vorher beschienen worden waren, der Sonnenstrahlung ausgesetzt. Die größere Durchlässigkeit der besonnt gewesenen Teile für die auf das Papier wirksamen Strahlen tritt in der dunkleren Färbung scharf hervor.

ein, während sie in dem beschatteten, dunkelgrün gebliebenen Teil die der Belichtung am ursprünglichen, schattigen Standorte entsprechende Flächenstellung beibehalten haben. Am stärksten tritt daher der erwähnte Farbenkontrast hervor bei Betrachtung der Spreite genau in der Richtung, in welcher sie von den Sonnenstrahlen getroffen wurde, also in unserem Fall normal zur Fläche. Ist die Bestrahlung des Blattes unter einem sehr spitzen Winkel erfolgt, so ist



a *b*

Fig. 4. Unten besonnt, oben beschattet gewesene Spreiten von Geranium Robertianum (*a*) und Commelina benghalensis (*b*). Bilder in derselben Weise gewonnen wie in Fig. 2.

bei der Betrachtung senkrecht zur Fläche oft kaum eine Spur von Färbungsunterschied wahrzunehmen. Erst bei zunehmender Neigung der Blattfläche nimmt er allmählich zu, um sein Maximum zu erreichen, wenn die Spreite genau in der Richtung des Strahlengangs betrachtet wird.

Wenn einerseits kein Zweifel darüber bestehen kann, daß die Umlagerungen der Chlorophyllkörner im Dienste der Regulierung der Lichtabsorption stehen, indem sie bei schwacher Beleuchtung die Strahlenabsorption befördern, bei intensiverer dagegen sie vermindern, so ist man dagegen meines Erachtens noch nicht völlig im klaren über die Bedeutung dieser Erscheinungen. Der Vorteil der Flächenstellung der Chlorophyllkörner, welche die bessere Ausnutzung

spärlicher zufließenden Lichtes ermöglicht, ist zwar ohne weiteres einleuchtend; nicht dasselbe läßt sich von der Profilstellung sagen. Insbesondere dürften die Ansichten noch auseinandergehen in betreff des Nutzens, welchen die bei Insolation eintretende, durch die Hellerfärbung sich verratende Absorptionsverminderung mit sich bringt.

Zur Zeit wo, unter dem Eindruck der bekannten Arbeiten von Wiesner und besonders der Beobachtungen von Pringsheim über die Zerstörung des Chlorophyllfarbstoffs unter dem Einfluß des vermittelst Linsen konzentrierten Sonnenlichts, die Bedeutung dieses Prozesses unter normalen Beleuchtungsverhältnissen weit über Gebühr eingeschätzt wurde, glaubte man, im Anschluß an die damals herrschende Meinung, die bei Besonnung eintretenden Umlagerungen und Gestaltveränderungen ausschließlich als eine Schutzeinrichtung gegen die das Chlorophyll zerstörende Wirkung des Lichtes betrachten zu müssen, wobei die thermischen Wirkungen, die an verschieden starke Strahlenabsorption geknüpft sind, über Gebühr vernachlässigt wurden.

Zur Schaffung völliger Klarheit auf diesem Gebiet fehlt es noch an geeigneten Untersuchungen. Der Eindruck auf unser Auge genügt hier nicht. Es müssen die unter dem Einfluß der Sonnenstrahlung gebleichten und die dunkelgrün gebliebenen Teile eines und desselben Blattes auf thermo-elektrischem Wege auf ihre Absorption resp. Durchlässigkeit gegenüber der Sonnenstrahlung untersucht werden. Außer der thermischen Wirkung der gesamten Sonnenstrahlung, wäre sowohl diejenige des ultraroten Teils allein, wie auch die des übrigen Teils des Sonnenspektrums genauer zahlenmäßig festzustellen.

Bei der im Blatte vor sich gehenden Absorption der Sonnenstrahlung, von der nur ein geringer Teil bei der Kohlensäurezerlegung in Anspruch genommen wird, ein weit größerer die Erwärmung der Blattsubstanz bewirkt, kommen neben dem Chlorophyll auch die farblosen Zellbestandteile in Betracht. Die Wirkung der beiderlei Medien macht sich jedoch auf verschiedene Teile des Gesamtspektrums geltend. Während nämlich die chlorophyllfreien oder überhaupt pigmentlosen, durchsichtigen Zellen vorwiegend die infraroten Strahlen absorbieren,

kommt in den grünen oder sonstwie gefärbten Zellen die Auslöschung sichtbarer und ultravioletter Strahlen hinzu.

Durch die Lage- und Gestaltveränderungen der Chlorophyllkörner dürfte die Absorption der infraroten Strahlen, die ja schon in der farblosen Blattsubstanz zurückgehalten werden, durch das Chlorophyll aber ungeschwächt hindurchgehen (vergl. S. 20), kaum beeinflußt werden. Da aber die unsichtbaren infraroten Strahlen gerade bei hochstehender Sonne verhältnismäßig weniger geschwächt als bei niederem Stande des Gestirns der Pflanze zufließen, so muß es unter diesen Umständen von besonderer Wichtigkeit sein, wenn eine weitere Erhöhung der Blattemperatur durch Absorption sichtbarer Strahlen in dem Chlorophyllapparat tunlichst beschränkt wird.

Für Zellen, die, wie die Oberhautzellen, an der Außenseite des Blattquerschnittes liegen, zuerst die Sonnenstrahlung empfangen und mithin in bezug auf die Absorption der dunklen Wärmestrahlen günstiger als tiefer liegende Zellen situiert sind, könnte die an die Gegenwart von Chlorophyllkörnern gebundene Steigerung der Absorption bei starker Besonnung leicht gefährlich werden. Von diesem Gesichtspunkte aus, den schon Pfitzer[1]) speziell für die mehrschichtige, chlorophyllfreie Epidermis der Blattoberseite der Epiphyten geltend gemacht hat, ist es wohl zu verstehen, warum die Epidermis, insbesondere die der Blattoberseite, meist frei von Chlorophyll ist oder, falls Chloroplasten in ihr vorkommen, diese durch geringere Größe und schwache Grünfärbung gekennzeichnet sind.

Das Vorkommen von Chlorophyll in der Oberhaut von Schattenpflanzen (Farnen, Selaginellen usw.) und in den äußersten Zellen der Blätter von untergetauchten Wasserpflanzen, also dort, wo die Gefahr zu starker Erwärmung weniger in Betracht kommt, spricht zugunsten der hier vertretenen Ansicht.

---

1) E. Pfitzer, Beiträge zur Kenntnis der Hautgewebe der Pflanzen, III. Pringsheims Jahrbücher 1872, Bd. VIII, S. 70. Vermutlich hindert die beträchtliche Dicke des bis 2 mm dicken Wassergewebes „zwar den Zutritt des Lichts zum grünen Parenchym nicht merklich, wohl aber den der strahlenden Wärme". Unter letzterer versteht Pfitzer, wie sich auch des weiteren ergibt, die infraroten Strahlen.

Die weiter oben besprochenen und in Autophotogrammen dargestellten Fälle des Erbleichens besonnter Blatteile betreffen Pflanzen, bei denen die durch Umlagerung der Chlorophyllkörner bedingten Kontraste besonders stark hervortreten. In vielen Fällen sind die Färbungsunterschiede viel geringer, in nicht wenigen anderen oft kaum erkennbar. Das hier noch etwas näher zu besprechende verschiedene Verhalten spricht in hohem Grade dafür, daß es hierbei weniger auf Schutz des Farbstoffs gegen die chemische Wirkung der Strahlung als auf Vermeidung zu starker Erwärmung ankommt.

Während bei manchen Objekten bei starker Besonnung, oft schon nach weniger als einer Viertelstunde, die Flächenstellung durch Profilstellung ersetzt wird oder gar die Systrophe sich einstellt, bei der die Körner sich zu einem dichten, meist um den Zellkern gelagerten Klumpen zusammenballen und dadurch ein starkes Erbleichen bewirken, ist bei anderen Objekten, auch nach stundenlanger Besonnung, kein äußerlich erkennbares Hellerwerden der besonnten Blatteile gegenüber den beschatteten wahrzunehmen. Auch die mikroskopische Untersuchung verrät oft nur ganz geringe Orts- oder Gestaltveränderungen, die für die Größe der Strahlenabsorption nur wenig in Betracht kommen können.

Zu der ersten Gruppe von Gewächsen gehören die Blattsukkulenten, Sedum- und Sempervivum-Arten mit ihren fleischigen Blättern, bei welchen ja Boehm zuerst die in Frage stehenden Erscheinungen entdeckt hat, Stammsukkulenten, wie Mammillaria gracilis, alles Bewohner sonniger, trockener Standorte, bei welchen eine besondere Empfindlichkeit des Chlorophylls keineswegs zu erwarten ist. Starkes Erbleichen ist ferner sehr verbreitet bei höheren und niederen submersen Wasserpflanzen: Lemna trisulca, Elodea canadensis, Vallisneria spiralis, bei Mesocarpus, Mougeotia und vielen anderen Algen. Von landbewohnenden höheren Sporenpflanzen mit rasch sich einstellender Umlagerung der Chlorophyllkörner sind zu erwähnen die zartlaubigen Farne schattiger Standorte, besonders ihre Prothallien, manche Laubmoose, in deren Blättern die Umlagerungen sich sehr rasch abspielen: Funaria hygrometrica, Physcomitrium piriforme, Arten der Gattung Mnium. Ausgezeichnete Objekte, bei

denen es zu scharfen Kontrasten zwischen vollbesonnten und beschatteten Teilen eines und desselben Blattes kommt, sind die an schattigen, feuchten Orten zur Ausbildung gelangten Blätter von Convallaria majalis, Urtica dioica, Asarum europaeum, Viola mirabilis, Oxalis acetosella, Aegopodium podagraria, Pimpinella magna, Bupleurum longifolium, Rubus caesius, Geranium robertianum, Actaea spicata, Melampyrum nemorosum; von Holzgewächsen: Ulmus effusa, Sambucus nigra, Viburnum opulus, Philadelphus coronarius, Ribes petraeum, Aesculus hippocastanum, Cornus sanguinea, Fraxinus excelsior, Ligustrum vulgare.

Weit geringere, oft kaum wahrnehmbare Unterschiede zwischen den besonnten und den nicht besonnten Spreitenteilen fand ich bei in derselben Weise behandelten Blättern folgender Gehölze: Populus fastigiata, Populus tremula, Betula verrucosa, Corylus avellana, Alnus glutinosa, Alnus incana, Fagus sylvatica, Quercus pedunculata, Tilia ulmifolia, Acer pseudoplatanus, Acer campestre. Kaum oder nicht nachweisbar waren Kontraste an den wintergrünen Blättern von Ilex aquifolium, Aucuba japonica, Viburnum tinus, Nerium Oleander, Rhododendron hirsutum, Smilax aspera.

Benutzt man zu den Versuchen Blätter, die an sonnigen Standorten zur Ausbildung gelangt sind, so wird man in den meisten Fällen gar keine Kontraste wahrnehmen können, selbst bei solchen Arten, deren Schattenblätter, wie dies bei Sambucus nigra, Fraxinus excelsior und anderen der Fall ist, bei Besonnung stark erbleichen.

Trotzdem die mitgeteilten Versuche sich nur auf eine geringe Anzahl von Pflanzen erstrecken und es verfrüht erscheinen mag, daraus weitergehende Schlüsse zu ziehen, so ergibt sich doch schon jetzt, daß das Erbleichen am raschesten und stärksten zutage tritt, einerseits bei gewissen Sukkulenten, andererseits bei Schattenblättern und untergetauchten Wasserpflanzen. Da nun keineswegs einzusehen ist, warum gerade diese Objekte, im Vergleich zu anderen, die das Erbleichen in weit geringerem Maße zeigen, besonders empfindlich gegen die chlorophyllzerstörende Wirkung der Sonnenstrahlung sein

sollten, so liegt es viel näher anzunehmen, daß es hierbei auf den Schutz gegen zu starke Erwärmung mit ihren schädlichen Folgen ankomme. Überhaupt wird man den thermischen Wirkungen der Bestrahlung auf den Assimilationsprozeß mehr Beachtung schenken müssen, als dies bisher meist geschehen ist.

Von besonderer Wichtigkeit bei der Beurteilung dieser Frage sind die Untersuchungen von Gabrielle Mathaei[1]) über den Einfluß der Temperatur auf die Assimilation, aus denen hier nur hervorgehoben werden mag, daß bei niederer Temperatur bis zu 23,7° bei Prunus laurocerasus die Assimilationsgröße in aufeinander folgenden Stunden im wesentlichen ungeändert bleibt, daß sie aber bei 30,5° und noch mehr bei höheren Temperaturen mit der Zeit in gesetzmäßiger Weise sinkt, bei Steigerung bis zum Maximum endlich vollständig unterdrückt wird. Bei relativ niedrigen Lufttemperaturen wird also, bei im übrigen gleichen Bedingungen, jede Temperatursteigerung die Assimilation in günstigem Sinne beeinflussen, während bei höheren Lufttemperaturen, die an das Maximum noch nicht heranreichen, die infolge der Strahlenabsorption darüber hinaus gesteigerte Blattemperatur eine Depression der Assimilation zur Folge hat. Frost Blackmann und Gabrielle Mathaei[2]) haben nun gezeigt, daß bei jeder stärkeren Belichtung die Innentemperatur der Blätter, nach Ergebnis der thermoelektrischen Messungen, erheblich ansteigt und selbst im diffusen Tageslicht um 1—2° höher ist als die Außentemperatur in der Umgebung des Blattes (Prunus laurocerasus). Wurde das Blatt normal zur Fläche vom direkten Sonnenlichte beschienen, so übertraf seine Temperatur um mehr als 10° diejenige eines daneben angebrachten Thermometers.

Da nun die Temperatur eines Blattes in hohem Grade abhängig ist von der Absorption der Strahlung in den Trägern des grünen Farbstoffs und die Stärke der Absorption ihrerseits wieder in Zusammen-

---

1) Gabrielle Mathaei, On the effect of temperature on carbon-dioxide Assimilation. Philos. Transactions of the Royal Society of London, 1904.

2) Frost Blackmann and Gabrielle Mathaei, Experimental Researches in vegetable Assimilation and Respiration. IV. A Quantitative Study of Carbon-Dioxide Assimilation and Leaf-Temperature in Natural Illumination. Proceedings of the Royal Society 1905, S. 407.

hang steht mit der größeren oder kleineren Fläche, welche die Körner der Lichtquelle darbieten, so ist leicht einzusehen, daß dadurch der Prozeß der Photosynthese in zweifacher Weise beeinflußt werden kann.

Solange die Körner, bei schwächerer Bestrahlung des Blattes und niedrigerer Lufttemperatur, dem Lichte eine größere Fläche zuwenden, wird die daran geknüpfte Erwärmung die Assimilationsgröße steigern. Durch die bei intensiver Besonnung sich einstellenden Lage- und Gestaltveränderungen wird dagegen die Absorptionsgröße eine allerdings noch nicht experimentell festgestellte Abnahme erleiden, so daß das Eintreten zu hoher Temperaturen vermieden oder doch verzögert wird, Temperaturen, die nicht nur eine Depression der Assimilation, sondern auch andere unvorteilhafte Folgen haben können.

Die bekannten Untersuchungen von Ewart und Kny haben gezeigt, daß die Assimilationstätigkeit in den Chlorophyllkörnern durch höhere Temperaturen nicht nur herabgesetzt, sondern vorübergehend ganz unterdrückt werden kann. Die den Chlorophyllkörnern bei direkter Besonnung drohende Inaktivierung wird also höchstwahrscheinlich verzögert durch die für die Strahlenabsorption weniger geeignete Lage der in Profilstellung oder Systrophe befindlichen Körner.

Die den Chlorophyllkörnern durch Bestrahlung zugeführte Wärme bleibt nicht auf diese beschränkt, sondern teilt sich den sie beherbergenden Zellen, ja dem ganzen Blatte mit, das ja, wie wir gesehen haben, bei Besonnung sich beträchtlich zu erwärmen und eine der umgebenden Luft weit überlegene Temperatur anzunehmen vermag. Dieser zuerst von Sachs in seiner Bedeutung für die Ernährung der Pflanze erkannte Umstand ermöglicht, selbst in mit Wasserdampf gesättigter Luft, noch die für die Zufuhr von Nährsalzen so wichtige Transpiration; andererseits kann er bei beschränkter Wasserzufuhr nachteilig werden, wenn infolge starker Erwärmung die Transpiration eine übermäßige Steigerung erleidet. Die Folge davon ist das Welken des Blattes, an welches sich oft, schon bevor es äußerlich erkennbar wird, Verengerung oder völliger Verschluß der Spaltöffnungen an-

schließt, was wieder eine beträchtliche Herabsetzung der Kohlenstoffassimilation zur Folge hat, da ja der Gasaustausch hauptsächlich durch die Spaltöffnungen vor sich geht. Durch die bei intensiver Bestrahlung eintretenden Umlagerungen der Chlorophyllkörner mit der daraus resultierenden geringeren Erwärmung wird das Eintreten des Welkens verzögert. Gleichzeitig erfährt mit der Verminderung der Transpiration, die Kohlenstoffassimilation eine nicht so weitgehende Herabsetzung, als dies der Fall wäre, wenn die Körner die für schwächere Belichtung vorteilhafte Flächenstellung inne behielten.

Bei einfacher gebauten Assimilationsorganen — den einschichtigen Assimilationsflächen von Laub und Lebermoosblättern, Farnprothallien, bei denen die Chlorophyllkörner bei schwacher Belichtung Flächenstellung an den Außenwänden einnehmen — wird die bei Besonnung sich einstellende Wanderung nach den Seitenwänden, wo sie der Sonne das Profil zukehren, gleichfalls wirksam sein im Dienste der Wasserökonomie. Die schwächere Erwärmung der Assimilationsflächen wirkt der Verdunstung entgegen und gestattet der Pflanze sparsamer mit dem zur Verfügung stehenden Wasser zu wirtschaften.

So weit meine Erfahrungen reichen, sind es zunächst raschwüchsige Pflanzen, bei denen diese Umlagerungen sich am lebhaftesten abspielen: Funaria hygrometrica, Physcomitrium piriforme unter den Moosen; Farnprothallien, submerse Wasserpflanzen, Elodea canadensis, Lemna trisulca, Potamogetonarten. Wenn unter den Landpflanzen die Schattengewächse Impatiens parviflora, Selaginellen, zarte Farnwedel, Schattenblätter von Sambucus nigra usw. vorzügliche Objekte für das Studium der Chlorophyllumlagerungen darbieten, so mag dies damit zusammenhängen, daß die Assimilationsorgane dieser Pflanzen bei Besonnung äußerst rasch welken, ein Vorgang, der durch die Umlagerungen eine Verzögerung erfahren muß. Außerdem gestattet den Schattenpflanzen diese feine Regulierung der Strahlungsabsorption mit der verfügbaren Energie viel ökonomischer umzugehen, als dies bei Blättern mit minder beweglichem Chloroyhyllapparat möglich ist. Gewächse sonniger Standorte können diese feine Regulierung in der Regel entbehren, da ihnen einesteils die Energiezufuhr reichlicher bemessen ist und sie

durch die Ausbildung ihrer Assimilationsorgane der in bezug auf Transpiration stärkeren Inanspruchnahme eher gewachsen sind.

Versengungsgefahr.

Das bei Besonnung sich einstellende, auf Umlagerungen beruhende Erbleichen zeigt sich bemerkenswerterweise auch bei einer Gruppe von Gewächsen, welche sowohl durch ihr Vorkommen in der Natur als durch den Bau ihrer Assimilationsorgane als Xerophyten gekennzeichnet sind. Es sind dies Blattsukkulenten (Sedum- und Sempervivumarten) und Stammsukkulenten (z. B. Mammillaria gracilis), also Pflanzen mit kompakten, saftreichen Assimilationsorganen, bei welchen ja auch zuerst durch Böhm[1]) die Erscheinung des bei Besonnung eintretenden Erbleichens beobachtet worden ist.

Da diese Pflanzen gegen Wasserverlust durch Transpiration weit besser geschützt sind als etwa die bei vollem Lichtgenuß ausgebildeten Blätter der früher erwähnten, bei Besonnung nicht oder doch nur schwach erbleichenden Gewächse, so kann es bei ihnen nicht bloß auf Transpirationsschutz oder Vermeidung der Schwächung der Assimilation ankommen. Es muß noch einer anderen an die starke Erwärmung geknüpften Gefahr begegnet werden, nämlich der Gefahr der Versengung, welcher die sukkulenten Gewächse mit ihren kompakten Assimilationsorganen in höherem Maße als andere ausgesetzt sind.

Das sehr saftreiche Gewebe wird vielleicht schon die dunklen Wärmestrahlen in höherem Grade absorbieren als dies bei ganz dünnen Blattspreiten der Fall ist. Dazu kommt die Absorption der sichtbaren Teile des Sonnenspektrums in den Chlorophyllkörnern, die infolge ihrer großen Absorptionsfähigkeit noch das ihrige zur Gesamterwärmung der sukkulenten Blätter oder Stengel beitragen.

Man könnte geneigt sein anzunehmen, daß wenigstens für die dünnblättrigen Pflanzen unserer Klimate die Gefahr der Versengung durch die Sonnenstrahlen kaum je vorhanden sein dürfte, da ja die

---

1) Böhm, Sitzungsberichte der Wiener Akademie der Wissenschaften, Bd. XXII und XXXVII.

dünnen Spreiten gewöhnlich eine Temperatur zeigen, die niedriger als die der umgebenden Luft ist. Bei andauernder intensiver Insolation verraten jedoch etwas dickere Blätter schon bei Berührung ihre starke Erwärmung. Bei hinzukommender ungenügender Wasserversorgung, wo die Verdunstungsabkühlung, infolge von Verengerung oder Verschluß der Spaltöffnungen, fast vollständig wegfällt, kann die zugeführte Wärme nur durch Leitung oder Ausstrahlung wieder abgegeben werden. Es ist daher die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, daß tödliche Temperaturen gestreift, mitunter auch erreicht werden können. Doch wird man a priori annehmen dürfen, daß der gesamte Bau der Blätter, äußere und innere Strukturverhältnisse, welche auf die Absorptionsgröße einwirken — Oberflächenglanz, Behaarung, innere Lufträume, Anordnungsweise der Zellen und der Chlorophyllkörner in ihrem Innern — unter normalen Umständen das Eintreten tödlicher Temperaturen verhindern.

Das bekannte, bei sonnigem Wetter sich mitunter einstellende strichweise Verbrennen der Blätter von Gewächshaus- und Zimmerpflanzen, das sich auch dann einstellt, wenn die Pflanzen in einer größeren Entfernung (2—3 m) von den fehlerhaften Glasscheiben stehen, zeigt allerdings, daß durch eine wenig erhebliche Konzentration der Sonnenstrahlen, namentlich in derberen Blättern (z. B. Ficus elastica, Prunus laurocerasus) tödliche Temperaturen erreicht werden, wenn durch Aufenthalt im geschlossenen Raum die Ausstrahlung und Wegführung der dunklen Wärmestrahlen erschwert ist.

Im Freien, unter den günstigeren Ausstrahlungsbedingungen, wird man nur selten darauf rechnen dürfen, die Folgen von Versengung wahrzunehmen. In erster Linie wird einer übermäßigen Erwärmung der grünen Gewebe begegnet durch die selektive Absorption des grünen Farbstoffs, der, wie wir früher gesehen haben (S. 31), einerseits die Gesamtheit der ultraroten Wärmestrahlen, die 0,8 der gesamten Strahlenenergie ausmachen, ungeschwächt durchläßt und von den sichtbaren Strahlen gerade diejenigen am wenigsten absorbiert, bei denen die bolometrisch meßbare Energie am größten ist.

Zu dieser fundamentalen Anpassung der Pflanze an die Sonnenstrahlung kommen dann sehr mannigfaltige andere hinzu, die eine

zu hoch steigende Wärmespeicherung verhindern. Ausnahmsweise kommt es trotzdem, unter besonderen Umständen, auch bei dünneren Blättern zur Tötung infolge supramaximaler Temperaturen. Zahlreich sind in der Literatur die Angaben über Sonnenbrand, unter welchem Namen oft recht verschiedene Dinge, wie das Vertrocknen infolge zu großen Wasserverlustes durch Transpiration, zusammengeworfen werden. Über einen im August 1899 am Züricher See beobachteten Fall, der entschieden als Hitzetod bezeichnet werden muß, berichtet Müller-Thurgau[1]). „Infolge der grell heißen Witterung verfärbten sich in kürzester Frist scheinbar plötzlich die Blätter ganzer Weinbergslagen und waren dann auf der gesamten oberen Fläche gleichmäßig fahl bronzefarben oder fast rostfarben. Wer die Erscheinung, die man als Oberflächenbrand bezeichnen könnte, genauer beobachtete, konnte dieselbe nur der plötzlich eingetretenen abnorm hohen Temperatur zuschreiben. Die Epidermiszellen der Oberseite waren vielfach tot und zusammengefallen, die Chlorophyllkörner in den Palisadenzellen zum Teil entfärbt, der untere Teil des Blattes, das Schwammgewebe jedoch gesund.

Tiefwurzelnde Rebsorten zeigten diese Erscheinung nicht. Reichlichere Wasserzufuhr und wahrscheinlich stärkere Abkühlung durch Verdunstung haben hier wohl schützend gewirkt."

Diese Annahme steht im Einklang mit den Ergebnissen der Untersuchungen, welche Brown und Escombe[2]) über den Energieaustausch zwischen den Blättern und ihrer Umgebung ausgeführt und sich im besonderen auch die Aufgabe gestellt haben, zu erfahren, auf welchem Wege die von besonnten Blättern absorbierte Energie, die ja nur zum geringsten Teil bei dem Prozeß der Photosynthese Verwendung findet und daher hauptsächlich in Wärme umgesetzt wird, wieder verloren geht. Ein Teil der aufgenommenen Wärme wird bei der Verdampfung (S. 87) des Transpirationswassers in An-

1) Herm. Müller-Thurgau, Der rote Brenner des Weinstocks. Zentralblatt für Bakteriologie, 1903 2. Abt. Bd. X, S. 17.

2) Horace Brown and F. Escombe, Researches on some of the physiological processes of Green Leaves, with special Reference tho the Interchange of Energy between the Leaf and its Surroundings. Proceedings of the Royal Society. Ser. B. 1905, Vol. LXXVI.

spruch genommen, ein anderer entweicht durch Emission und zwar in wechselnder Proportion je nach der Beschaffenheit des Pflanzenorgans und der äußeren Bedingungen, welchen es ausgesetzt ist. Unter Emission verstehen hier die Verfasser (S. 70) diesen Ausdruck im weitesten Sinne, das heißt den Wärmeverlust nicht nur durch Ausstrahlung, sondern auch durch Konvektion, Wegführung durch die Luft und Fortleitung in den Geweben. Bei Pflanzen, deren Blätter eine lebhafte Wasserdurchströmung zeigen, spielt ohne Zweifel die Transpiration die Hauptrolle und der Temperaturunterschied zwischen Blatt und Umgebung erreicht, bei nicht mit Wasserdampf gesättigter Luft, niemals eine beträchtliche Höhe. Wo aber die Transpiration sehr schwach ist, insbesondere bei den xerophytischen Gewächsen, da ist der Wärmeverlust durch Emission von Seiten stark erwärmter Teile von großer Bedeutung bei der Vermeidung gefährlicher Temperaturen. Während nämlich eine Blattfläche, deren Temperatur diejenige der Umgebung um 1^0 übertrifft, auf den Quadratzentimeter, in einer Minute bloß etwa 0,015 Kalorieen durch Emission verliert, erhebt sich bei einem Temperaturüberschuß von 10^0, in der gleichen Zeit, der Wärmeverlust auf 0,3 Kalorieen bei stiller Luft. Ist die Luft bewegt, entsprechend einer Windstärke von 10 Kilometern in der Stunde, so erreicht die Wärmeabgabe den Betrag von 0,864 Kalorieen. Es besitzen also nach Brown und Escombe die Pflanzen, auch in Abwesenheit der Transpiration, in der mit steigendem Temperaturüberschuß zunehmenden Ausstrahlung ein äußerst wichtiges Abkühlungsmittel, welches, wie wir in dem folgenden Abschnitt über Sukkulenten zeigen werden, noch ganz wesentlich durch Gestaltungsverhältnisse in seiner Wirkung unterstützt wird.

Kehren wir zu der von Müller-Thurgau gegebenen Schilderung der „verbrannten" Weinstockblätter zurück. Aus seiner Darstellung ist zu entnehmen, daß der Tod nicht durch Vertrocknen erfolgte, denn sonst hätten wohl die Zellen des Schwammparenchyms gleichzeitig, wenn nicht früher als die Palisaden- und Oberhautzellen der Blattoberseite absterben müssen, sondern direkt durch zu starke Erwärmung der Gewebe. Auf dieselbe Ursache wird wohl auch das von Böhm und anderen Forschern beschriebene Absterben von

Phaseolusblättern zurückzuführen sein. So sah ich Blätter von Phaseolus multiflorus, die sich im Gewächshaus ausgebildet hatten, draußen bei sehr sonnigem Wetter, am 15. Juli partiell verbrennen. In vielen Fällen war bloß die Palisadenschicht abgetötet, die Schwammparenchymzellen darunter waren noch frisch und mit normalen Chlorophyllkörnern versehen. Der Inhalt der toten Zellen war zum Teil gebräunt. Bei gleich behandelten Blättern von Passiflora gracilis war gleichfalls zuerst das Absterben der Palisadenzellen zu beobachten. In beiden Fällen waren die Palisadenzellen der Schattenblätter sehr weit und relativ niedrig und durch reichen Chlorophyllgehalt ausgezeichnet.

Inwieweit die von Wiesner[1]) als „Hitzelaubfall" beschriebene Erscheinung eine Wirkung von tödlichen Temperaturen oder des Vertrocknens infolge übermäßiger Transpiration ist, bedarf noch näherer Untersuchung. Der Hitzelaubfall tritt nach Wiesner nur bei großer Bodentrockenheit und starker (paralleler) Bestrahlung durch die Sonne auf. Er kommt bei starker Erhitzung des chlorophyllhaltigen Gewebes dadurch zustande, daß infolge übermäßiger Transpiration, bei ungenügender Zufuhr des Wassers das Blattgewebe zerstört wird („verbrennt", wie es im Volksmunde heißt). Die Ablösung der Blätter ist eine Folge ihres Absterbens. In der Regel erfolgt das Verbrennen der Blätter nicht, wie man vermuten sollte, in der Peripherie der Blattkrone, sondern tiefer im Innern, aber doch immer nur dort, wo das Laub noch direkt bestrahlt ist, also an Stellen, welche, auf die Flächeneinheit bezogen, nicht minder stark als die Peripherie der Baumkrone bestrahlt sind, aber begreiflicher Weise einer geringeren Ausstrahlung unterliegen. Von einheimischen Bäumen sind besonders Aesculus, Tilia, Ulmus dem Hitzelaubfall unterworfen; im Yellowstonegebiet sah ihn Wiesner mit zunehmender Seehöhe, also bei gesteigerter Intensität der Sonnenstrahlung zunehmen.

---

1) Wiesner, Photometrische Untersuchungen V. Untersuchungen über den Lichtgenuß der Pflanzen im Yellowstonegebiet usw. Sitzungsber. d. Wiener Akademie, Bd. CXIII. Wiesner, Über den Hitzelaubfall. Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft 1904.

Bei Koniferen (Pinus Murrayana) liegen die „verbrannten“ Nadelbüschel „fast nie in der Peripherie der Baumkrone, sondern zumeist tiefer im Innern derselben, aber doch immer so, daß sie der direkten Sonnenwirkung ausgesetzt waren“.

Wie schon erwähnt, betrachtet Wiesner den Hitzelaubfall als Folge zuweitgehenden Wasserverlustes. Es fragt sich aber, ob das Absterben nicht etwa als direkter Hitzetod zu betrachten ist. Hierfür scheint mir insbesondere der Umstand zu sprechen, daß es Blätter im Innern der Baumkronen sind, die vorzugsweise dem Hitzelaubfall unterliegen. Der direkten Insolation sind sie ja nur kürzere Zeit ausgesetzt. Tödliche Temperaturen dürften sich, unter den ungünstigen Ausstrahlungsbedingungen, hier leicht einstellen können, während das Vertrocknen eines noch gesunden Blattes wohl längere Zeit in Anspruch nehmen dürfte. Auch das von Wiesner beobachtete Vorkommen des „Hitzelaubfalls“ bei an Bachufern stehenden Weiden scheint mir eher für die zuletzt erwähnte Todesursache zu sprechen. Durch die anatomische Untersuchung der geschädigten Blattstellen, noch besser durch Messung der Temperaturen, welche unter den von Wiesner geschilderten Umständen die Blattspreiten annehmen, wird die angeregte Frage sich entscheiden lassen.

Es liegen zwar eine Reihe von Temperaturmessungen an insolierten Blättern vor; doch sind nur wenige in der Absicht ausgeführt, die maximalen Temperaturen festzustellen, welche Blätter bei intensivster Besonnung anzunehmen vermögen.

Passerini[1]) hat im August bei einer Lufttemperatur von 31,3°, vermittelst eines Thermometers, um dessen Quecksilberbehälter die Spreiten gewickelt wurden, bei Phaseolus vulgaris Maximaltemperaturen von 37,1° (Oberseite besonnt) und 39° (Unterseite besonnt) abgelesen. Frost Blockmann und Gabrielle Matthaei (l. c. p. 407) sahen an normal zur Fläche besonnten Blättern des Kirschlorbeers die Temperatur, die unter solchen Umständen diejenige der Luft um mehr als 10° übertraf, bis auf 44,6° steigen. Nachdem das

1) N. Passerini. Sullo sviluppo di calore in alcune piante e sulla temperatura che assumono gli organi vegetali durante la insolazione. Nuovo giornale botanico italiano. Nuova Serie vol. VIII p. 70.

Blatt von Glasplatten umgeben worden war, welche die Abgabe von dunkeln Wärmestrahlen verhinderte, stieg die Temperatur bis auf 51°. Die bald sich einstellende Bräunung verriet den Eintritt tödlicher Temperaturen.

An Blättern mit dünnen Spreiten hat Ursprung[1]) im August folgende Maximaltemperaturen mittelst Thermometer festgestellt: Betula alba (28,3°), Saxifraga crassifolia (35,9).

Ich selbst habe sowohl in der Ebene, wie im Gebirge, bei möglichst heiterem Himmel, während der Mittagstunden, die Temperaturen von normal zur Fläche bestrahlten Spreiten gemessen, wobei dieselben um den kleinen etwas abgeflachten, vorgewärmten Quecksilberbehälter möglichst rasch gewickelt wurden. Ich sah hierbei das Quecksilber zunächst rasch ansteigen um dann nach kurzem Stillstand wieder langsam zu sinken. Notiert wurde jedesmal die Temperatur während des Stillstandes der Quecksilbersäule.

Die höchsten in der Ebene (Jena, 150 m ü. d. M.) beobachteten Temperaturen waren: Funckia Sieboldii (38,5°, 1. Juni), Ribes nigrum (38°, 19. Juni), Plantago media (36° 19. Juni), Hedera helix, vorjährige dunkelgrüne Blätter 40,5°, während die noch hellgrünen dreijährigen Spreiten sich unter denselben Bedingungen nicht über 37° erwärmten. Am 8. September 1907 wurde abgelesen bei Paulownia imperialis (39°), Vitis vinifera (39,5°), Ananaserdbeere (40°).

Im Thüringerwald bei 600 m ü. d. M. stieg an einem sehr heißen Julitage die Temperatur der dem Boden aufliegenden Rosettenblätter von Arnica montana und Hieracium pilosella bis auf 40°, während sie bei normal zur Fläche bestrahlten Buchenblättern nur 37,2° erreichte.

In den Alpen bei einer Meereshöhe von 1800—1990 m stieg auch bei intensiver Insolation in normal zur Fläche besonnten, noch an dem Stengel sitzenden Blättern die Temperatur niemals sehr hoch: Rumex alpinus 29°, Urtica dioica 31°, Tussilago farfara 33° (25. August). Selbst wenn die Blattspreiten dem erwärmten Boden

1) Ursprung, A., Die physikalischen Eigenschaften der Blätter. Bibliotheca botanica. Stuttgart 1903.

auflagen, stieg sie kaum höher. Zur Erzielung stärkerer Erwärmung legte ich die Spreiten auf ein dunkles Tuch neben ein Thermoter mit berußtem Behälter, dessen Temperatur stets kurz vor derjenigen des Blattes abgelesen wurde.

Wengernalp, Anfang September. Himmel wolkenfrei, zwischen 11 und 12 Uhr.

Berußtes Thermometer	Blattemperatur	
59,5 °	Tussilago farfara	36,5 °
58,5 °	„ „	36,4 °
60 °	„ „	36,4 °
54 °	Rumex alpinus	36 °
58,4 °	„ „	42,1 °
57 °	R. arifolius	36,7 °
60,3 °	Imperatoria osthrutium	37,5 °
59 °	„ „	40,7 °
57 °	Plantago major	40,3 °
58 °	Polygonum bistorta	40 °
58,5 °	Adenostyles leucophylla	42 °

Bei diesen mit Alpenpflanzen vorgenommenen Versuchen kam es, trotz der intensiven Besonnung, bei der das besonnte Thermometer zwischen 57° und 60,3° schwankte, niemals zum Absterben der Blätter, solange sie noch turgeszent waren. Im erschlafften Zustande, wo die Transpirationsabkühlung wegfällt und bei geringerem Turgor die Chlorophyllkörner einander näher gerückt sind, erreichte besonders bei Adenostyles leucophylla, viel langsamer bei Tussilogo farfara, die Temperatur tödliche Höhen. Die Spreiten starben ab unter Bräunung, wenn von einem Vertrocknen noch keine Rede sein konnte.

Auch in der Ebene trat bei heißestem Wetter der Versengungstod nur bei Blättern ein, die mit der Spreite dicht auf einer ebenen Fläche befestigt waren. So starben an heißen Julitagen dunkelgrüne, vorjährige, mit ihrem Stiel in Wasser tauchende Efeublätter schon nach einer Viertelstunde, falls sie senkrecht zur Oberfläche bestrahlt waren. Ähnlich behandelte Blätter, deren hellere Unterseite der Sonne zugekehrt waren, blieben auch bei viel länger andauernder Besonnung am Leben.

Die mitgeteilten Angaben zeigen, daß bei Blättern, die bei vollem Lichtgenuß sich entfaltet haben und sich frei in die Luft erheben, der Tod durch Versengung jedenfalls nur ausnahmsweise sich einstellt, was ja a priori auch zu erwarten war. Immerhin sind die bei sehr sonnigem, heißem, windstillem Wetter erreichten Temperaturen schon hoch genug, um wenigstens vorübergehende Beeinträchtigung der Leistungen des Blattes herbeizuführen. Am meisten bedroht dürften, ganz abgesehen von den Sukkulenten, gewisse Rosettenpflanzen sein, da ihre dem Boden dicht angeschmiegten, der abkühlenden Wirkung des Windes weniger zugänglichen Blattspreiten am ehesten tödliche Temperaturen werden annehmen können, besonders wenn sie stark sich erwärmendem Boden aufliegen. Schon aus diesem Grunde dürfte diese Wuchsform aus manchen heißen Erdstrichen ausgeschlossen sein.

Sukkulenten.

Viel näher als für Blätter von krautiger, ja selbst von lederartiger Beschaffenheit liegt die Gefahr der Versengung bei den kompakten saftreichen Assimilationsorganen der Blatt- und Stammsukkulenten, deren Organisation sie zwar befähigt, äußerst sparsam mit dem aufgenommenen Wasser hauszuhalten, zugleich aber bei Besonnung in hohem Grade die Ansammlung der Wärme begünstigt. Man darf daher bei diesen Pflanzen das Vorhandensein von Eigenschaften vermuten, durch welche das Eintreten gefährlicher Erwärmung, unter gewöhnlichen Umständen wenigstens, verhindert wird.

Fassen wir zunächst die von Askenasy [1]) untersuchten Semperviven ins Auge. An einem heißen Julitage, an dem die Temperatur im Schatten 28,1 ° betrug, sah er die Temperatur im Innern einer Rosette von Sempervivum alpinum bis auf 52 ° steigen, ohne daß an derartig erwärmten Pflanzen nachträglich eine Schädigung zu bemerken war. Es werden also hier Temperaturen ertragen, die für die Blätter der meisten anderen Pflanzen tödlich wären. Daß die

1) Askenasy, E., Über die Temperatur, welche die Pflanzen im Sonnenlicht annehmen. Botanische Zeitung 1875.

Sempervivumrosetten diesem Schicksal entgehen, verdanken sie der Stellung, welche sie der Sonnenstrahlung gegenüber einnehmen. Die Blätter sind nämlich nicht flach ausgebreitet, sondern mehr oder weniger steil aufwärts gerichtet, so daß sie in den Mittagsstunden nur unter spitzen Winkeln von den direkten Sonnenstrahlen beschienen werden.

An den Rosetten verschiedener Arten, welche in großer Zahl an einer frei der Besonnung ausgesetzten Stelle des Gartens stehen, habe ich niemals, auch nach den heißesten, sonnigsten Sommertagen, eine Spur von Schädigung infolge der Insolation wahrnehmen können. Sie trat jedoch sofort ein, nachdem infolge von Verdunklung die Blätter der Rosetten ihre Lage verändert hatten. Um dies herbeizuführen, genügte es die Rosetten wenige Tage mit umgestürzten Blumentöpfen zu bedecken. Unter diesen Umständen schlagen sich bekanntlich die ursprünglich aufwärts gebogenen Blätter zurück, wobei die äußeren, älteren sich dem Boden andrücken, die nach innen folgenden dagegen in den bereits horizontal liegenden eine Widerlage finden. Nachdem am 23. Juli und bei einem zweiten Versuch am 16. Juli, bei ganz heiterem Himmel, die Verdunklungsvorrichtung entfernt worden war, so daß die flach ausgebreiteten Blätter nunmehr von dem intensiven Sonnenlicht, zum Teil normal zur Fläche bestrahlt wurden, zeigten schon nach Verlauf weniger Stunden fast alle derartig exponierten Blätter mehr oder weniger starke, durch Bräunung sich verratende Beschädigung. Manche waren fast ganz abgestorben; es gilt dies besonders von solchen, die dem Boden oder älteren Blättern angedrückt waren. Bei anderen war die Beschädigung auf die den älteren Spreiten aufliegenden Ränder beschränkt. Die freien Enden, welche die aufgenommene Wärme besser auszustrahlen vermochten, blieben unbeschädigt, woraus hervorgeht, daß das Absterben nicht etwa der chemischen Wirkung der Sonnenstrahlung, sondern der durch sie bewirkten Erwärmung zuzuschreiben ist.

Die unter den erwähnten Umständen eintretende Versengung der Blätter sah ich in derselben Weise bei verschiedenen Arten der Gattung Sempervivum eintreten: S. tectorum L., S. Wulfenii Hoppe, S. Reginae Amaliae Heldr. et Sart., S. Heuffelii Schott,

S. arachnoideum Lam., S. glaucum Ten., S. ruthenicum Lehn., S. Boutignianum Bartl. Unversehrt blieb in der Mehrzahl der Fälle das frei abstehende Ende sowohl bei den Arten, wo es (S. Boutignianum) grün ist, als bei denjenigen, bei welchen es lebhaft rote Färbung zeigt. Gegenwart oder Abwesenheit des roten Farbstoffs in den Oberhautzellen, über dessen Bedeutung die Ansichten noch auseinandergehen, war also hierbei nicht von entscheidender Bedeutung.

Das Unversehrtbleiben der frei abstehenden Spitzen, welche die aufgenommene Wärme besser als die übrigen Teile durch Ausstrahlung und Konvektion abgeben können, zeigt, wie wichtig es gerade für die kompakten Organe der Sukkulenten ist, die durch Zustrahlung aufgenommene Wärme wieder verlieren zu können.

Bei den Semperviven genügt die beschriebene, bei Verdunklung oder auch schon bei schwächerer Beleuchtung eintretende Änderung der Blattlage, welche die Zustrahlung begünstigt, die Ausstrahlung aber erschwert, um die Blätter dem Tod durch Versengung preiszugeben. In noch viel höherem Maße verhängnisvoll würde starke Insolation auf die noch massigeren Stämme der in sonnigen Klimaten einheimischen Stammsukkulenten, insbesondere aus den Familien der Kakteen und Euphorbiaceen, wirken, wenn nicht durch Stellung und Oberflächenrelief der Stämme einer gefährlichen Erwärmung gesteuert würde.

Mit der gedrungenen Gestalt der saftstrotzenden, oft umfangreichen Stämme, welche mit anderen Eigentümlichkeiten des Baues (dicke Kutikula, eingesenkte Spaltöffnungen usw.) den Vorteil bietet, die zähe Zurückhaltung des Wassers zu ermöglichen und mit Recht als Anpassung an die trockene Heimat angesehen wird, ist andererseits die Gefahr der Versengung sehr nahe gerückt. Unter dem Einfluß der hochstehenden Sonne erwärmen sich die kompakten, von keinem Korkgewebe gegen das Eindringen der Strahlung geschützten Stämme weit stärker als die dünnen Spreiten der Blätter oder die mit Periderm versehenen Stämme anderer Pflanzen.

Es ertragen nun zwar Stamm- und Blattsukkulenten ohne Schaden Temperaturen, die für andere Gewächse tödlich sind. Aus Versuchen,

die mit einem regulierbaren Thermostat ausgeführt wurden, ergab sich, daß in erwärmtes Wasser untergetauchte Stämme von Cereus peruvianus L., Mammilaria gracilis Pfeiff., Blätter von Aloe plicatilis Mill., deren Innentemperatur an einem eingebohrten Thermometer abgelesen wurde, ein bis zwei Stunden ohne Schaden eine Temperatur von 55° aushalten, bei längerer Dauer des Versuches (10 Stunden) aber schon bei etwas niedrigerer Temperatur (53—54°) zugrunde gehen, auch wenn dem Wasser durch Verkleben der Schnittflächen das Eindringen in die Gewebe vollständig verwehrt wird.

Von Angaben über die Höhe der Temperatur, welche besonnte Stammsukkulenten in ihrer Heimat annehmen können, ist mir bloß die wenig genaue Mitteilung von Kerber[1]) bekannt geworden. Im April zeigten am Vulkan Colima frisch abgeschlagene Stämme von Cereus giganteus zur Mittagszeit eine innere Wärme von 50—60°. Ich selbst habe bei Carnero, in der Nähe von Tehuacan (Staat Puebla) Anfang September, nachmittags 2 Uhr an einem aufrechten Flachsproß einer großgliedrigen Opuntia eine Innentemperatur von 49° festgestellt.

Daß trotz der größeren Widerstandsfähigkeit der Kakteen die Gefahr des Versengtwerdens eine drohende ist, wird nach den mitgeteilten Befunden wohl nicht bezweifelt werden können, und da fragt es sich denn, ob die Kakteen und andere Sukkulenten von ähnlichem Körperbau nicht Einrichtungen besitzen, durch welche diese Gefahr vermindert wird, ob nicht also gewisse Gestaltungsverhältnisse dieser Pflanzen in dieser Annahme ihre biologische Erklärung finden.

In bezug auf die Gestaltbildung der Kakteen und anderer Stammsukkulenten verweise ich auf die vorzügliche Darstellung Goebels[2]). Auch dessen biologischen Betrachtungen schließe ich mich an[3]), nur glaube ich, daß sie nach einer Seite hin eine Er-

1) Edm. Kerber, Eine Besteigung des Vulkans von Colima in Mexiko. Aus den Verhandl. d. Gesellschaft für Erdkunde zu Berlin, 1882, Nr. 5.

2) Karl Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen, I. Teil, S. 35 ff., Marburg 1889.

3) Die folgenden Erörterungen sind zum Teil wörtlich entnommen meiner 1904 entworfenen Schilderung: Mexikanische Xerophyten. Vegetationsbilder, herausgegeben von Karsten und Schenck, II. Reihe, Heft 3 und 4, Jena 1904.

gänzung finden müssen. Wie Goebel richtig bemerkt (S. 55), wäre die Kugelform die für den Sukkulentenstamm vorteilhafteste, wenn es nur auf Wasseranhäufung und Oberflächenverringerung ankäme. Für die Assimilation ist jedoch diese Form die ungünstigste, da mit der Verringerung der transpirierenden Oberfläche zugleich auch die Assimilationsfläche beträchtlich verkleinert wird. Dieser Nachteil wird nun nach Goebel wieder durch in verschiedener Weise zustandekommende Oberflächenvergrößerung ausgeglichen. Es werden den Kugel- oder Zylinderflächen mehr oder weniger hohe Kanten oder Mammillen aufgesetzt, ja die ganze Achse kann sich zu einem blattähnlichen Gebilde abflachen.

Daß die Oberflächenvergrößerung tatsächlich die Assimilationsgröße begünstigen muß, ist einleuchtend, doch glaube ich nicht, daß wir mit dieser Annahme ausreichen, um die sonderbare, bei wüstenbewohnenden Stammsukkulenten vorkommende merkwürdige Erscheinung zu erklären, daß einerseits die Oberfläche des fleischigen Stammes vermindert wird und neben diesem Prinzip gleichzeitig wieder das entgegengesetzte der Oberflächenvergrößerung zum Ausdruck kommt.

Man könnte zwar den soeben angedeuteten Widerspruch zu lösen versuchen unter der Annahme, daß die Reduktion der Oberfläche das Primäre sei und daß diese Sukkulenten erst nachträglich unter etwa günstigeren Wasserversorgungsverhältnissen, die eine größere Flächenentwicklung gestatteten, die Auswüchse erworben hätten. Ich halte aber eine derartige Annahme, wenigstens in betreff der wüstenbewohnenden Arten, für überflüssig, da die Schwierigkeit fortfällt, sobald man die Gefahr der infolge zu starker Erwärmung drohenden Versengung der Sukkulenten in Erwägung bringt und nicht bloß, wie es bisher immer geschehen zu sein scheint, die allerdings bei diesen Pflanzen so wichtige Wasserökonomie berücksichtigt.

Wenn die kompakten Gewebemassen der Kakteen, die in ihrer Peripherie zu Assimilationsorganen ausgebildet sind und hiermit die Sonnenstrahlen energisch absorbieren müssen, nicht durch übermäßige Erwärmung getötet werden, so ist dies verschiedenen Umständen zu verdanken. Die Vertikalstellung der großen Stämme von Cereus-

und Echinocactus-Arten, die lotrechte Lage der Flachsprosse der großgliedrigen Opuntien schützen dieselben zur Mittagszeit gegen die Einwirkung der hochstehenden Sonne.

Die Kugelgestalt und, bei langgestreckten Formen, die Zylindergestalt finden wir nur bei den schmächtigen Stämmen fast rein ausgeprägt. Sobald die sukkulente Achse mächtiger wird, treten mehr oder weniger große Abweichungen von den einfachen geometrischen Gestalten auf. Dem Rotationskörper sind mehr oder weniger zahlreiche vertikal verlaufende Kanten oder Mammillen aufgesetzt; bei den großgliedrigen Opuntien verflacht sich die Achse zu dem vertikal gestellten Flachsproß. In allen diesen Fällen ist, gleiches Gesamtvolumen vorausgesetzt, die Gefahr der Versengung geringer, weil erstens durch die Oberflächenvergrößerung die Ausstrahlung begünstigt wird und ferner die Bestrahlung durch die Sonne eine geringere Erwärmung zur Folge hat, als dies der Fall sein würde, wenn die reine Kugel- oder Zylindergestalt beibehalten wäre.

Man denke sich z. B. von einer jener Riesenformen, wie Echinocactus ingens, dessen stärkere Exemplare bei einer Höhe von zwei Metern beinahe einen Durchmesser von einem Meter erreichen, die hervorspringenden Kanten von der Oberfläche hinweg, so wird die Wirkung der senkrecht zur Oberfläche einfallenden Strahlen eine weit mächtigere sein. Der Teil der Außenflächen, dem in Wirklichkeit eine Längskante aufsitzt, würde dieselbe Wärmemenge zugestrahlt erhalten, die sich tatsächlich auf die beiden Kantenflächen verteilt, welche zugleich infolge des spitzen Einfallwinkels die Strahlen stärker zurückwerfen. Bei der tatsächlich vorhandenen Oberflächengestaltung kann der Teil der Oberfläche, der in bezug auf Ausstrahlung der aufgenommenen Wärme am ungünstigsten situiert ist, nämlich der zwischen je zwei Kanten liegende Grund der Furche, immer nur kurze Zeit, und zwar in den frühen Morgen- und Abendstunden, annähernd normal zur Oberfläche besonnt werden. Die hervorragenden Kanten werden ihrerseits stets nur von einer Seite stärker erwärmt. Zur Mittagszeit, wo die Gefahr der Versengung am größten ist, werden die vertikal stehenden Kanten nur unter spitzen Winkeln bestrahlt. Der breite, in der Mitte vertiefte Scheitel des Stammes, der durch

seine Lage besonders gefährdet ist, wird durch einen dichten Filz gelblichweißer Haare geschützt.

Wie nahe die Gefahr des Todes infolge zu starker Erwärmung an die dicken Stämme von Kakteen herantritt, geht aus Versuchen hervor, die an heißen Julitagen im botanischen Garten von Jena, in der Nähe einer nach Süden schauenden Mauer, ausgeführt wurde. Während ein in normaler vertikaler Lage stehender Cereus peruvianus die intensivste Insolation ohne Schaden ertrug, verfärbte er sich und erweichte, insbesondere im Grund der Furchen, nachdem er in horizontaler Lage einige Stunden lang auf derselben Seite senkrecht zur Längsachse von der hochstehenden Sonne bestrahlt worden war.

Begegnet wird unter natürlichen Verhältnissen der Gefahr der Versengung durch die aufrechte Stellung der kompakten Glieder der Stammsukkulenten. Sie bedingt es, daß bei hochstehender Sonne z. B. die Flachsprosse der Opuntien von der schmalen Seite bestrahlt werden. Passerini (l. c. S. 71), der bei einer Lufttemperatur von 28,7° Beobachtungen an Opuntia Ficus-indica Mill. ausgeführt hat, sah im Innern von Flachsprossen, deren Fläche von der Sonne bestrahlt worden war, im Maximum die Temperatur um 15,5° diejenige der Luft übersteigen, während in den Sprossen, die das Profil der Sonne zukehrten, der Überschuß gegenüber der Lufttemperatur höchstens 6,5° betrug. Bei Versuchen, welche ich selbst an einem heißen Julitage ausgeführt habe, wobei ich die Stücke eines halbierten Sprosses von Opuntia monacantha benutzte, von denen das eine senkrecht zur Fläche, das andere im Profil von der Sonne beschienen wurde, stieg in dem ersteren die Temperatur bis auf 51,7°, in dem letzteren nur auf 42,7°. Der beobachtete Temperaturunterschied von 9° stimmt mit der Passerinischen Angabe vollständig überein.

Die Achsen der Opuntien, mögen sie zylindrische Gestalt haben oder zu Flachsprossen ausgebildet sein, sind entweder ganz glatt oder, falls Unebenheiten vorhanden sind, so sind sie nur schwach ausgebildet. Das Verhältnis der Oberflächenentwicklung zum Inhalt ist für die Ausstrahlung der aufgenommenen Wärme schon günstig genug, um Fortsätze in Gestalt von Kanten oder Mammillen entbehrlich zu machen, wie solche bei den Kugel- und Säulensukkulenten mit

dickeren Achsen vorhanden sind. Hier erschwert die durch hervorragende Längskanten oder Mammillen ausgezeichnete Oberflächengestaltung sowohl die Aufnahme der direkten Sonnenstrahlung, wie sie die Ausstrahlung der angenommenen Wärme begünstigt. In letzterem Punkt tritt dasselbe Konstruktionsprinzip in Kraft, welches der Techniker beim Bau der Heizungsröhren unserer Wohnräume anwendet, indem er die von heißem Wasser oder von Wasserdampf durchströmten Röhren mit ringförmig vorspringenden Leisten oder anders gestalteten Fortsätzen versieht zum Zweck der besseren Ausstrahlung der zugeführten Wärme an die zu heizenden Räume. Man wird daher erwarten dürfen, ein stärkeres Hervorragen der Kanten und Mammillen zu finden bei denjenigen Arten, deren sonstige Oberflächenbeschaffenheit sie geeignet erscheinen läßt, die Sonnenstrahlen besonders stark aufzunehmen. Beobachtungen, die ich in der an Kakteen reichen Umgegend von Saltillo (Staat Cohahuila in Mexiko) gemacht habe, ergaben in der Tat eine Bestätigung dieser Annahme. Die durch dunkelgrüne Färbung ausgezeichneten Arten haben stark hervorragende Kanten und Mammillen. während die entsprechenden Gebilde bei hellgrünen, besonders aber bei graugrünen Formen oder solchen, die durch weißglänzende Anhängsel gegen Wärmeaufnahme einigermaßen geschützt sind, schwächer entwickelt sind. Endlich sind bei dem allerdings mit dem größten Teil seiner Außenfläche in der Erde verborgenen Echinocactus Williamsii Lem. die Rippen auf der hellgraugrünen Oberfläche nur noch andeutungsweise vorhanden

Zu ähnlichen Erwägungen wie die Kakteen geben die sukkulenten Euphorbien Anlaß. Die dunkelgrünen Arten, welche die Strahlung stark absorbieren, sind entweder durch dünne, zylindrische Gestalt der Achsen ausgezeichnet oder mit stark entwickelten (E. enneagona Haw.) Kanten versehen, die bei E. grandidens Haw. als dünne, tiefgrüne Lamellen weit hervorragen. Die dickeren, mehr abgerundeten Formen sind dagegen meist hell- oder graugrün gefärbt (E. meloformis Ait.).

Dieselbe Gefahr wie den voluminösen Achsen der Stammsukkulenten droht auch den dicken, saftstrotzenden Blättern vieler Blattsukkulenten, unter anderen den Aloinen, die von diesem Gesichts-

punkte aus an ihren heimatlichen Standorten untersucht zu werden verdienten.

Bei manchen Arten, wie mir scheint besonders bei solchen, deren Blattwerk sich höher über den erhitzten Boden erhebt, sind die Blätter entweder gleichmäßig hell- oder durch Bereifung graugrün: Aloë arborescens, A. plicatilis.

In dem Maße, als bei den Pflanzen dieses Verwandtschaftskreises die Sättigung des grünen Farbentons und mit ihr die Erwärmungsfähigkeit zunimmt, nehmen begrenzte, über die beiden Spreitenflächen (Ober- und Unterseite) zerstreute Stellen eine hellere Färbung an. Am stärksten sind die Kontraste bei den niedrigen Arten der Gattungen Haworthia und Gasteria, wo die Unterschiede zwischen den hellen weißen oder nur schwach grünlichweißen Flecken von dem übrigen dunkelgrünen Grunde sich sehr stark abheben. Die hellen Flecke sind bald voneinander getrennt, bald fließen sie hie und da zu Längs- oder Querbinden zusammen. Gegen die Basis der Blattoberseite, wo infolge der ungünstigeren Ausstrahlungsbedingungen die Erwärmungsgefahr am größten ist, tritt z. B. bei G. bicolor die dunkelgrüne Farbe dem Grau gegenüber ganz zurück; nach der freien Blattspitze zu, wo die Bedingungen für die Ausstrahlung günstiger sind, herrscht die dunkelgrüne Farbe vor. Hier haben sich die hellen Binden der Blattmitte in getrennte Flecke aufgelöst. Das gegenseitige Verhältnis von Grün und Grau wechselt auch mit der Insertionshöhe der Blätter. Bei Gasteria maculata z. B. sind die untersten, dem Boden am meisten genäherten Blätter fast rein grau, das Dunkelgrün auf dünne Streifchen von verschieden gerichtetem Verlauf reduziert. An den obersten Blättern dominiert zwar auch noch die graue Farbe, doch nehmen die grünen Stellen etwa den dritten Teil der Fläche in Anspruch.

Die biologische Bedeutung der hellen Stellen als Lichtreflektoren, die einen mehr oder weniger beträchtlichen Teil der auf die Blattspreite auffallenden Strahlung zurückwerfen, ist von Lanza[1]) erkannt worden. Er betrachtet sie als Schutzmittel gegen zu starke Erwärmung.

1) Dom. Lanza, La strutture delle foglie nelle Aloineae ed i suoi rapporti con la sistematica. Malpighia 1890, Vol. IV, p. 145.

Besonders eingehend befaßt er sich mit denjenigen Arten, wo die hellen Stellen, zu Emergenzen ausgebildet, warzenförmig über die sonst dunkelgrüne Spreite hervorragen. Die dickwandigen Zellen, aus denen die Emergenzen gebildet sind, führen, namentlich die obersten, kein Chlorophyll und sind durch reichlich vorhandene, luftführende Interzellularräume voneinander getrennt. Bei manchen Arten sind die Warzen gleichmäßig über die beiden Blattflächen verteilt. Haworthia fasciata führt sie dagegen nur auf der Unterseite. Bei dieser im botanischen Garten zu Palermo kultivierten Pflanze sah Lanza die normal sparrig abstehenden Blätter sich im Hochsommer bei Wassermangel nach oben zusammenbiegen, so daß dann die Unterseite der Blätter direkt den Sonnenstrahlen ausgesetzt war, wodurch das Vorhandensein der reflektierenden Emergenzen gerade an dieser Seite sich sehr gut verstehen läßt.

Es finden sich also bei diesen Pflanzen, denen sich in ihrem Verhalten noch manche andere anschließen, neben dunkelgrünen Spreitenteilen, die die Strahlung in hohem Grade absorbieren, andere, die sie dank ihrer glänzenden Oberfläche und der darunter befindlichen Luftschichten stark zurückwerfen. Das im Schutz dieser lichten Stellen angebrachte chlorophyllführende Gewebe wird sich infolgedessen schwächer erwärmen als die dunkelgrünen Partien. Die Gesamterwärmung des Blattes wird, dank dem zwischen den verschieden heißen Teilen durch Leitung erfolgenden Ausgleich, geringer ausfallen und die Gefahr der Versengung leichter vermieden.

Der von Schimper in seiner Pflanzengeographie (S. 50) aufgestellte Satz, wonach Schutzmittel gegen übermäßige Erhitzung nicht nachgewiesen worden sind, kann nicht mehr aufrecht erhalten bleiben. Abgesehen von der Bedeutung, welche dem hellen Periderm als schützendem Mantel der Baumrinden gegen die Gefahr der Sonnenstrahlung und als isolierendem, schlechtem Wärmeleiter von im heißen Boden vergrabenen Pflanzenteilen zugeschrieben wird, fehlt es nicht an Eigenschaften, die nur von diesem Gesichtspunkt aus begreiflich sind: Stellung der Blätter und Achsen der Sukkulenten zum Horizont,

Oberflächengestaltung bei Kakteen und Euphorbien, helle Flecke und Warzen der Aloinen und mancherlei andere Strukturen, werden in ihren Eigentümlichkeiten dem Verständnis näher gerückt, wenn man sie als Schutzmittel gegen übermäßige Erwärmung betrachtet

Von weit allgemeinerer Bedeutung ist aber, wie wir (S. 30) zu zeigen versucht haben, in dieser Richtung die Beschaffenheit des Chlorophylls selbst. Die selektive Absorption des grünen Farbstoffs, in welchem die dunkeln Wärmestrahlen gar nicht, die grünen, denen die höchste Energie zukommt, nur in sehr geringem Grade absorbiert werden, wirkt bei Besonnung der Gefahr zu starker Erwärmung und in extremen Fällen der Versengung entgegen. Gemildert wird außerdem, wie wir gesehen haben, die Absorptionsgröße durch die bei intensiver Bestrahlung sich einstellenden Lage- und Gestaltveränderungen der Träger des grünen Farbstoffs, der Chlorophyllkörner. Hinzu kommt noch der Sättigungsgrad der grünen Farbe, ein Faktor, auf den schon verschiedentlich in früheren Abschnitten hingewiesen worden ist, der aber noch eine eingehendere Betrachtung verlangt, die nunmehr vorgenommen werden soll.

VII.

Wechselnder Chlorophyllgehalt der Assimilationsorgane.

Das bei intensiver Belichtung eintretende, auf Umlagerungen der Chlorophyllkörner beruhende Erbleichen der Assimilationsorgane ist eine rasch vorübergehende Erscheinung. Verschwindet die Sonne hinter einer Wolke, so stellt sich schon nach kurzer Zeit das gesättigtere Grün wieder ein. Der Wechsel in der Anordnung, der mehrfach im Laufe eines Tages je nach Bedarf eintreten kann, sichert eine äußerst feine, in zahlreichen Abstufungen sich äußernde Regulierung der Strahlenabsorption.

Dieser rasch vollziehbaren Änderung der Absorptionsgröße, welche besonders bei raschwüchsigen Wasserpflanzen, an Schattenblättern, deutlich in die Erscheinung tritt, stehen die Fälle gegenüber, in denen der Farbenton der Assimilationsorgane ein starrer zu sein scheint. Ein flüchtiger Blick auf die Gewächse irgend eines Bestandes, Wald oder Wiese, zeigt uns die mannigfaltigsten Abstufungen vom lichtesten, oft gelblichen Hellgrün bis zum mitunter eine deutliche Beimischung von Blau enthaltenden Dunkelgrün. Auch hier ist die Färbung keineswegs völlig konstant, sondern änderungsfähig; nur vollziehen sich die Änderungen ganz allmählich und sind bedingt durch einen Wechsel des Chlorophyllgehalts selbst. In der Veränderlichkeit dieses letzteren besitzt die Pflanze ein weiteres Mittel zur Regulierung der Strahlungsabsorption.

Batalin[1]) ist wohl der erste gewesen, welcher die bei intensiver Besonnung sich einstellende Abnahme des Chlorophyllfarbstoffes in der lebenden Pflanze näher untersucht hat. Er sah die Körner

1) A. Batalin, Über die Zerstörung des Chlorophyils in den lebenden Organen. Bot. Zeitung 1874, S. 433.

zuerst blaßgrün und später bei mehreren Pflanzen (besonders Koniferen) ganz gelb werden. Diese Verfärbung erscheint nach ihm, bei klarem Himmel und genügend hoher Temperatur, nach Verlauf von 5—10 Tagen und kann den ganzen Sommer über erhalten bleiben. Neu sich entfaltende Teile nehmen unter der Wirkung des Sonnenlichtes die gleiche gelbe Färbung an. Nach Batalin kann sich die lebhaft grüne Farbe, wenn die Triebe gegen das Sonnenlicht geschützt werden, bei Sommertemperatur nach Verlauf von 10—15 Tagen wiederherstellen.

Die gründlichsten und vielseitigsten Untersuchungen über die in der lebenden Pflanze unter dem Einfluß von nicht konzentriertem Sonnenlicht eintretende Zerstörung des Chlorophylls verdanken wir Wiesner, von dessen zahlreichen Arbeiten auf diesem Gebiet die vor kurzem erschienene zusammenfassende Abhandlung über den Lichtgenuß der Pflanzen[1]) uns eingehender beschäftigen soll, da deren Ergebnisse in unmittelbarer Beziehung zu unserer Fragestellung stehen und ich zu einigen Einwendungen, die Wiesner gegenüber meiner Auffassung von dem Zusammenhang zwischen Laubfarbe und Himmelslicht erhebt, Stellung zu nehmen habe.

Nach Wiesner (S. 228), sind die im stärksten Licht zur Entwicklung gekommenen Blätter (z. B. Fagus, Carpinus, Sambucus) zunächst satter grün als alle anderen. Unter dem Einfluß der durch höheren Sonnenstand bewirkten gesteigerten Lichtstärke tritt jedoch später eine partielle Zerstörung des Chlorophyllpigments ein und die Sonnenblätter nehmen eine hellere Farbe als die Schattenblätter an. In dem Abschnit (S. 220) über „Das spezifische Grün des Laubes der Holzgewächse innerhalb der Grenzen des Lichtgenusses“ spricht Wiesner den Satz aus, daß jeder Pflanzenart im großen ganzen ein spezifisches Grün eigen ist. Schon einer flüchtigen Beobachtung kann es ja nicht entgehen, daß das zur vollen Entwicklung gelangte Laub bei verschiedenen Pflanzen sich in bezug auf den Farbenton sehr verschieden verhält. Handelt es sich aber um genauere Ver-

1) J. Wiesner, Der Lichtgenuß der Pflanzen. Photometrische und physiologische Untersuchungen mit besonderer Rücksichtnahme auf Lebensweise, geographische Verbreitung und Kultur der Pflanzen. Leipzig bei Engelmann 1907.

gleiche, insbesondere aber um die Frage der konstanten Laubfarbe bei den verschiedenen Arten, so muß eine verläßliche Farbenskala Verwendung finden. Eine solche fand Wiesner in der internationalen Farbenskala von Radde, vermittelst welcher ihm die Feststellung des obigen Satzes gelang.

Bei laubwerfenden Holzgewächsen nimmt die Stärke des Grün so lange zu, als das Wachstum des Blattes anwährt. Dann tritt ein stationärer Zustand in der Sättigung des Grün ein, welcher während der normalen Funktion des Blattes sich in der Regel konstant erhält, aber auf zweierlei Weise eine Veränderung erfahren kann: entweder durch zu starke Sonnenbeleuchtung oder durch zu starke Beschattung. In beiden Fällen, von denen uns hier nur der erstere interessiert, findet eine Abnahme des Pigments statt. Unter dem Einfluß der durch höheren Sonnenstand bewirkten Steigerung der Lichtstärke tritt in vielen Fällen eine partielle Zerstörung des Chlorophyllpigments ein und die Sonnenblätter nehmen eine hellere Farbe als die Schattenblätter an. Das Verhalten der verschiedenen Holzgewächse ist in dieser Beziehung sehr verschieden. Bei den einen verbleichen die besonnten Blätter sehr stark, bei anderen bleibt auch bei grellster Belichtung in der völlig ausgebildeten Spreite die dunkelgrüne Farbe erhalten.

Wodurch die so sehr verschiedene Widerstandsfähigkeit des in den Chromatophoren geborgenen Chlorophyllpigments physiologisch begründet sein mag, dürfte schwer zu eruieren sein. Wiesner, so sehr er den verschiedenen Einrichtungen, welche der Zerstörung des Chlorophylls entgegenwirken, seine Aufmerksamkeit zugewendet hat, begnügt sich mit der Feststellung der tatsächlichen Verhältnisse, ohne seine Ansicht über die Bedeutung des verschiedenen Sättigungsgrads der Laubfärbung für den Haushalt der Pflanzen zu äußern.

Es fragt sich nun, ob die in den früheren Abschnitten dieser Abhandlung dargelegten Gesichtspunkte nicht auch geeignet sind, das Verständnis der berührten Erscheinungen zu fördern. Haben wir nicht auch in dem verschiedenen Sättigungsgrad des Grün ein

1) Vgl. R. Schander, Über die physiologische Wirkung der Kupfervitriolkalkbrühe. Diss., Jena 1904.

Mittel zu erblicken, das die Pflanze befähigt, die Energie der Absorption zu regulieren? Es taucht weiter die Frage auf, ob nicht die bei starker Belichtung bei vielen Pflanzen eintretende Minderung des Chlorophyllgehalts den Erfolg hat, das Blatt vor den Gefahren zu starker, mit der Lichtabsorption verbundener Erwärmung und den damit verknüpften Gefahren, unter anderem der Transpirationssteigerung, zu bewahren. Von diesem Gesichtspunkte aus hätten wir in dem je nach der Intensität der Belichtung wechselnden Sättigungsgrad das Ergebnis eines Regulierungsprozesses, und die Zerstörung des Chlorophyllfarbstoffs oder gewisser seiner Bestandteile wäre ein Mittel zur Erreichung der vorteilhaften Absorptionsgröße.

Das verschiedene Verhalten verschiedener Pflanzen in bezug auf den Sättigungsgrad der Laubfarbe spricht in nicht wenigen Fällen für die Wahrscheinlichkeit unserer Annahme, die eine Prüfung durch planmäßig durchgeführte Beobachtungen verlangt. Es lassen sich jedoch schon jetzt manche Tatsachen anführen, die zu ihren Gunsten sprechen. Durchmustern wir z. B. im Frühling die krautigen Gewächse einer Wiese in sonniger Lage, so fällt uns unter der Menge der lichtgrünen Arten, insbesondere der Gräser, die Herbstzeitlose (Colchicum autumnale) durch die dunkelgrüne Färbung ihrer jungen Blätter auf, eine Pflanze, die durch die tiefe Lage ihrer Wurzeln in ihrer Wasserversorgung begünstigt ist. Durch tiefgrüne Färbung sind ferner ausgezeichnet manche Schuttbewohner (Datura stramonium, Solanum nigrum), insbesondere aber viele Schattenpflanzen, deren Spreiten nur ausnahmsweise vom direkten Sonnenlicht bestrahlt werden, für die aber ein erhöhter Chlorophyllgehalt meist nur vorteilhaft sein kann, insofern er die Ausnutzung der spärlich zugemessenen Strahlung begünstigt.

Umgekehrt wird bei Pflanzen mit erschwerter Wasserversorgung, bei sonst unveränderter Blattbeschaffenheit, eine Herabminderung des Chlorophyllgehalts von Vorteil sein. Man denke nur an die helle Färbung vieler unbehaarter Xerophyten, insbesondere an die vielen Meeresstrandpflanzen, welchen neben so mancherlei Eigenschaften, welche die Wasserdampfabgabe erschweren, auch eine helle, grünlichgraue, einen geringeren Chlorophyllgehalt verratende Färbung eigen ist.

Die wintergrünen Holzgewächse, über deren Verhalten in bezug auf den Sättigungsgrad der Laubfarbe nähere Angaben vorliegen, sprechen gleichfalls, obwohl es an Ausnahmen nicht fehlt, für die hier aufgestellte Ansicht. Fassen wir zunächst unsere einheimischen Koniferen ins Auge. Die Betrachtung ihrer natürlichen Standorte zeigt, daß die Arten mit den dunkelsten Nadeln, unter denen die Eibe (Taxus) vorangeht, dann Tanne (Abies pectinata) und Fichte (Picea excelsa) Bewohner bodenfeuchter Standorte sind und infolgedessen weniger haushälterisch mit dem aufgenommenen Wasser umzugehen brauchen als etwa die hellernadelige Kiefer (Pinus sylvestris) und der Wachholder (Juniperus communis), die mit zeitweise stark austrocknendem Substrate vorlieb nehmen und die außerdem durch die Stellung der Nadeln zum Licht und andere Merkmale sich als ausgeprägte Xerophyten kennzeichnen.

Nebst den zuerst genannten Nadelhölzern fallen an ihren heimatlichen Standorten durch tiefgrüne Farbe der Assimilationsorgane folgende ebenfalls wintergrüne Holzgewächse auf: Buxus sempervirens, Ilex aquifolium, Ledum palustre, Hedera helix, ferner Vinca minor, Equisetum hyemale, alles Pflanzen eines tiefgründigen, feuchten Bodens, für die während der Vegetationsperiode eine Beschleunigung der Wasserdurchströmung nur von Vorteil sein kann, während sie sich gegen weitgehenden Wasserverlust durch die für die immergrünen Gewächse bekannten Einrichtungen zu schützen wissen. Auch die meisten winterkahlen Holzgewächse unterscheiden sich, wenn wir von den behaarten und bereiften Formen absehen, von der großen Mehrzahl der Gräser und Stauden derselben Standorte durch gesättigtere Laubfärbung. Scharf hebt sich, besonders von der Ferne gesehen, ihr dunkles Laub von dem helleren Bodenteppich ab. Zum Beweis, daß dieser Kontrast nicht bloß darauf beruht, daß die schwächer beleuchteten Blätter des Kroneninnern dieselbe in ihrer Gesamtheit dunkler erscheinen lassen, genügt es, die Blätter der Bäume und Sträucher neben solche der in ihrer Umgebung gewachsenen Gräser und Stauden zu legen, um auch jetzt noch das Bestehen der starken Kontraste zu erkennen. Die Unterschiede im Sättigungsgrad des Laubes unserer drei Erlenarten, denen man, wie

Wiesner (S. 220) bemerkt, nach der Farbe ihrer Blätter die Namen Schwarzerle (Alnus glutinosa), Grünerle (A. viridis) und Grau- oder Weißerle (A. incana) gegeben hat, lassen sich gleichfalls zwanglos in Einklang bringen mit dem Vorkommen dieser Baumarten. Die Schwarzerle mit ihren beiderseits dunkeln Blattspreitzen ist eine Bewohnerin feuchter, ja nasser Niederungen und verlangt einen stets feucht sich erhaltenden Standort. Die gleichfalls tiefgrünlaubige Grünerle ist eine Begleiterin der Bäche und Rinnsale der Alpen und anderer Gebirge. Im Gegensatze hierzu nimmt die Grauerle mit ihren graufilzigen Blättern auch mit einem geringeren Grade von Bodenfeuchtigkeit fürlieb, so daß sie mit Erfolg selbst auf den so trockenen Muschelkalkbergen Thüringens angepflanzt werden kann.

Auch der auffallende Gegensatz, den in bezug auf Resistenz des Chlorophylls Wiesner (Lichtgenuß, S. 230) zwischen Populus alba und Fagus sylvatica beobachtet hat, wird verständlich, sobald man die mit der verschiedenen Sättigung des Blattgrün wechselnde Erwärmung berücksichtigt. Das Blatt der Silberpappel ergrünt unter einem lichtdämpfend wirkenden, weißen Haarfilz, der oberseits erst abgeworfen wird, wenn die Chlorophyllkörner völlig ausgebildet sind und, wir fügen hinzu, wenn die Blattgewebe (Oberhaut mit Kutikula, Parenchym samt Interzellularräumen, Gefäßbündel) fertig sind. Nach Abwerfen des Haarfilzes erscheint das Blatt tiefgrün gefärbt. Die Chlorophyllkörner sind von selten dunkler Farbe, da das Pigment sehr reichlich in denselben angesammelt ist und sich durch große Resistenz gegen Zerstörung auszeichnet im Gegensatz zur Buche, deren anfangs dunkler grüne Blätter bei intensiver Besonnung wieder heller werden, deren Chlorophyll also dem starken Lichte gegenüber selbst im ausgebildeten Zustand eine viel geringere Resistenz besitzt.

Die von Wiesner an der lebenden Pflanze beobachtete verschiedene Resistenzfähigkeit des Chlorophylls wird, wie auch in anderen ähnlichen Fällen, in denen unter sonst günstigen Ernährungsverhältnissen das Erbleichen bei intensiver Besonnung, je nach den Pflanzenarten, in sehr verschiedenem Grade erfolgt, dem Verständnis näher gerückt, wenn man die partielle Zerstörung des Blatt-

grün im lebenden Organ als einen im Dienste der Regulierung des Lichtgenusses stehenden Vorgang betrachtet. Bei den beiden genannten Baumarten läßt sich das verschiedene Verhalten in Zusammenhang bringen mit ihrer erheblich verschiedenen Wasserökonomie. Die in stets durchnäßtem Boden wurzelnde Silberpappel, welche an ihren natürlichen Standorten kaum jemals an Wassermangel zu leiden hat, darf sich einen reicheren Chlorophyllgehalt mit der daraus resultierenden stärkeren Strahlungsabsorption und Transpiration erlauben als die Buche, welche zwar ein feuchteres Klima beansprucht, dafür aber mit einem weniger feuchten Substrate fürlieb nimmt und deshalb, wenigstens in sonniger Lage, sparsamer mit dem aufgenommenen Wasser haushalten muß.

Die auffallend tiefgrüne Färbung der Blattoberseite teilt übrigens die Silberpappel mit anderen Gewächsen, deren Blattunterseite einen weißen Haarfilz zeitlebens behält (z. B. Salix viminalis L., Cineraria maritima L.), bei welchen die Transpirationsgröße durch den weißen Haarfilz der Blattunterseite eine Herabsetzung erfährt.

Auch das so merkwürdige Verhalten der in Ostindien und im Malaiischen Archipel verbreiteten Pisonia alba dürfte von diesem Gesichtspunkte aus biologisch zu deuten sein. In der Peripherie der Krone ist das der direkten Sonnenstrahlung ausgesetzte Laub dieses Baumes fast weiß. Die jungen, noch aufgerichteten Blätter führen, wie Wiesner (S. 230) mitteilt, deutlich grün gefärbte Chlorophyllkörner. Dies ändert sich aber sofort, wenn die Blätter, die fixe Lichtlage annehmend, sich ausbreiten. Sie werden dann, infolge der Abnahme des Chlorophylls, gelblich und schließlich weißlich, da auch der gelbe Farbstoff zum Teil zerstört wird. Das äußere gebleichte Laub bildet gleichsam einen Schirm, unter dessen Schutz die reichlich grünen Blätter zur Ausbildung gelangen. Es wäre meines Erachtens von nicht geringem Interesse, gerade bei dieser Pflanze festzustellen, wie sich die im Schutze der hellen Blätter ausgebildeten und völlig ausgereiften dunkelgrünen Spreiten des Inneren der Baumkrone verhalten, wenn sie plötzlich, bei starker Besonnung, des ihnen während der Ausbildung gewährten Schutzes, durch Entfernung der die hellen

Blattschirme tragenden Zweige, beraubt werden. Ewart[1]), welcher an längere Zeit besonnten Blättern dieser Pflanze vorübergehende Inaktivierung der Chlorophyllkörner eintreten sah, gibt nicht an, ob die an den Zweigen verbliebenen Blätter bei ungewohnter intensiver Besonnung vertrocknen oder gar infolge zu starker Erwärmung zugrunde gehen. Eine genauere vergleichende biologische Untersuchung dieses Baumes, der in bezug auf Zerstörung des Chlorophylls wohl einen der extremsten Fälle darstellt, wäre eine für die Förderung des Verständnisses der hier erörterten Fragen gewiß recht dankbare Aufgabe.

Der Berücksichtigung wert bei unserer Fragestellung ist auch das Verhalten der immergrünen Holzgewächse, die ihre Blätter mehrere Jahre an den Zweigen behalten und bei welchen, im Gegensatz zu den laubwerfenden Arten, der tiefste Sättigungsgrad erst spät erreicht wird. Diese bei manchen Bäumen, auch an ihren heimatlichen Standorten und bei üppigem Gedeihen, sehr auffällige Erscheinung ist von Jönsson[2]) und Wiesner (Lichtgenuß, S. 223) genauer untersucht worden. Jönsson hat sie auf kolorimetrischem Wege an Extrakten des Farbstoffs verfolgt, Wiesner auch vermittelst der Raddeschen Farbenskala den zunehmenden Sättigungsgrad der Blätter festgestellt.

Für Buxus sempervirens gibt Jönsson an, daß bei Blättern, welche ein Alter bis zu 6 Jahren erreichen, das Maximum der Chlorophyllbildung in das dritte Jahr fällt, worauf wieder eine allmähliche Abnahme erfolgt. Bei dem gewöhnlichen Buchs konnte ich bei einfacher Betrachtung der nebeneinander liegenden Spreiten Unterschiede im Sättigungsgrad zwischen den Blättern der drei letzten Jahrgänge kaum wahrnehmen; deutlich traten sie dagegen bei der Var. latifolia hervor.

Besonders bemerkenswert sind in dieser Beziehung die Nadelhölzer, bei denen die erwähnte Erscheinung in verschieden hohem

---

1) A. Ewart, The effects of tropical Insolation, p. 442. Annals of Botany, 1897, Vol. XI.

2) Bengt Jönsson, Färgbestämningar för Klorofillet hos skilda Växtformer. Bihang til K. svenska. Vet. Akad. Handlingar, 1902, Bd. XXVIII.

Grade zu bemerken ist. Bei Abies pectinata sind am Ende der ersten Vegetationsperiode die jungen Nadeln auffällig heller grün als die der vorjährigen Triebe. Bei Abies brachyphylla sah ich einen derartigen Unterschied noch im folgenden Mai, als schon die neuen Knospen austrieben; erst in der letzten Juniwoche war er verschwunden. Sehr in die Augen fallend sind auch die Unterschiede in der Färbung der Nadeln bei Taxus baccata, Hier sind die jungen Blätter zur Zeit des höchsten Sonnenstandes (Ende Juni) noch blaßgrün, die zweijährigen Nadeln sehr dunkelgrün, die dreijährigen beinahe schwarzgrün. Der letztere Farbenton wird aber manchmal auch schon im zweiten Jahre erreicht. Die Fichte zeigt die Unterschiede weniger scharf als die Tanne, aber immer noch deutlich genug, die Kiefern in noch geringerem Grade.

Die kolorimetrische Prüfung der Nadeln ergab Wiesner eine Bestätigung der bloß durch den Augenschein wahrgenommenen Unterschiede: die alten grünen Sprosse der Koniferen sind reicher an Chlorophyll als die jungen und enthalten relativ weniger Xanthophyll (gelber Anteil des Rohchlorophylls) als diese. An diese Tatsachen knüpft Wiesner (S. 244) in einer kritischen Besprechung meines Vortrags über „Laubfarbe und Himmelslicht“ Einwendungen gegen meine Auffassung, zu denen erst hier Stellung genommen werden konnte, da deren Diskussion die Bekanntschaft mit dem Inhalt der vorausgegangenen Abschnitte dieser Abhandlung voraussetzt und aus diesem Grunde erst hier stattfinden kann. Einige der Aussetzungen Wiesners sind mir unverständlich geblieben. Sie dürften darauf zurückzuführen sein, daß ihm nur der genannte kurze Vortrag vorlag, in welchem bloß der Hauptgedankengang mitgeteilt war unter Beiseitelassung aller weiteren Ausführungen und Folgerungen.

Nach meiner Auffassung (S. 30) absorbiert die grüne Pflanze in ihren Pigmenten diejenigen Strahlen, welche im diffusen Lichte vorherrschen, während sie auf die Ausnutzung von Strahlen verzichtet, die ihr, bei diffuser Belichtung, spärlicher bemessen sind, ihr aber bei direkter Insolation durch zu starke Erwärmung gefährlich werden könnten.

Wiesner stellt nun zunächst den Satz auf, daß meine Auffassung eine gesetzmäßige Änderung der Laubfarbe mit der geographischen Breite und der Seehöhe erfordere, da mit steigender Breite die Menge des diffusen Lichtes im Vergleiche zum direkten zunimmt und rücksichtlich der Seehöhe sich die Sache umgekehrt verhält.

Demgegenüber ist zu bemerken, daß, wenn überhaupt, wie ich es meine, eine Anpassung des grünen Pigments an das Himmelslicht besteht, sich die Laubfarbe an mittlere Zustände der Beleuchtung angepaßt haben wird. Da nun auf der ganzen Erde dieselben Ursachen für die Zusammensetzung des diffusen Lichtes, allerdings je nach der Sonnenhöhe und dem Wassergehalt der Atmosphäre in wechselndem Grade, maßgebend sind, so ist nicht einzusehen, warum sich „spezifische Änderungen der Laubfarbe" hätten einstellen sollen. Vorübergehende Änderungen des Farbentones in Anpassung an die Qualität der Belichtung kommen, worauf in einem späteren Abschnitt einzugehen sein wird, allerdings bei Cyanophyceen und anderen Algen (z. B. Florideen) vor, wo sie sich aber mit der eigentümlichen Lebensweise in Verbindung bringen lassen. Bei grünen Pflanzen fehlt es auch nicht an Änderungen des Farbentons. Auf solche ist ja schon hingewiesen worden, doch scheinen dieselben, von seltenen Ausnahmen abgesehen, hauptsächlich auf dem wechselnden Verhältnis zwischen den beiden Anteilen des Chlorophylls zu beruhen. Man denke an den tiefgrünen Farbenton der Gewächse unserer schattigen Gebirgsschluchten und an das oft gelbgrüne Laub der Gewächse sonniger, trockener Standorte. Die grüne Pflanze scheint tatsächlich befähigt zu sein, durch wechselnde Proportion der Komponenten des Rohchlorophylls sich je nach den Standorten den verschiedenen Beleuchtungsverhältnissen anzupassen bei, soviel wenigstens bis jetzt bekannt ist, doch im wesentlichen sich gleichbleibenden optischen Eigenschaften der beiden Komponenten. Man kann auch erwarten eine etwas verschiedene Färbung des Laubes zu finden, einerseits bei Bewohnern von sonnigen Steppen und Wüsten, die sich eines Zuviel von Absorption erwehren müssen, andererseits bei arktischen Gewächsen, die zwar einer andauernden, aber dafür schwachen Bestrahlung ausgesetzt sind.

Bei arktischen Pflanzen, für welche die Gefahr übermäßiger Erwärmung nicht vorhanden ist, könnte die Ausbildung eines die minder brechbaren Strahlen stärker absorbierenden Pigments nur von Vorteil sein. Damit würde allerdings die Aussage Wiesners von dem „fahlen Grün" der Tundren nicht stimmen.

Über das mittlere Norwegen, die Umgegend von Drontheim, bin ich zwar nicht hinausgekommen, aber hier ist mir, wie vielen anderen, die dunkelgrüne Färbung des Laubes aufgefallen, die ich auch auf den hochgelegenen Fjelden keineswegs vermißte. Sieht man von den zahlreichen, das Farbenkleid der Flora stark beeinflussenden Flechten ab, so fällt bei den arktischen Blütenpflanzen, obwohl es nicht an hellen Formen fehlt, oft die düstere, rote bis braune Farbe der Blätter auf, die hauptsächlich auf dem Vorhandensein rotgefärbten Zellsaftes beruht, die aber auch in den Zellhäuten (z. B. Eriophorum angustifolium) ihren Sitz haben kann. In beiden Fällen dürfte die Gegenwart des die Strahlung absorbierenden Pigments nicht unwesentlich zur Erwärmung der arktischen Gewächse beitragen[1]).

Für xerophile Pflanzen sonniger Landschaften könnte dagegen unter Umständen ein Vorherrschen des gelben Anteils des Rohchlorophylls dem grünen gegenüber von Vorteil sein im Interesse der Vermeidung zu starker Erwärmung, bei gleichzeitiger Förderung der Assimilation unter dem Einfluß der hier besonders reichlich der Pflanze zufließenden stärker brechbaren Strahlen, die in dieser Beziehung weniger gefährlich sind, da ihnen eine geringere thermische Wirkung zukommt.

Wie kompliziert aber hier die Verhältnisse liegen und wie schwer es fällt, zu einer einigermaßen befriedigenden Anschauung zu gelangen, zeigt andererseits wieder das optische Verhalten der Membranen mancher Bewohner sonniger Standorte, regenarmer sonniger Länder, insbesondere der höheren Lagen tropischer Gebirge.

Nach mündlichen Mitteilungen von Ambronn und den Untersuchungen von Köhler[2]) absorbiert schon die für unser Auge farblose

---

1) Vgl. Th. Wulff, Botanische Beobachtungen aus Spitzbergen. Lund 1902.

2) Aug. Köhler, Mikrophotographische Untersuchungen mit ultraviolettem Licht. Zeitschrift für wissenschaftl. Mikroskopie, 1904, Bd. XXI.

Kutikula in hohem Grade die ultravioletten Strahlen. Diese Eigenschaft ist bei Gewächsen sonniger Standorte, auch bei manchen einheimischen Arten, in gesteigertem Maße vorhanden und schon an der auffallenden gelben Farbe der Kutikula zu erkennen. Bei Viscum album läßt sich die Kutikula von mazerierten Blättern leicht unversehrt gewinnen. Die spektroskopische Untersuchung dieser gelben Häutchen lehrt, daß sie schon in einfacher Lage violett und blau stark schwächen, in vierfacher Lage von Violett nichts mehr, von Blau kaum noch etwas durchlassen, bei gleichzeitiger, ganz unerheblicher Schwächung der weniger brechbaren Strahlen von rot bis einschließlich grün. Diese Gelbfärbung, die auch bei der Schatten liebenden Taxus baccata zu beobachten ist, wo die diesjährigen Nadeln sie nur schwach zeigen, findet sich in auffallendem Maße bei Nerium Oleander und bei tropischen und subtropischen Gewächsen aus verschiedenen Verwandschaftskreisen: Cycas revoluta, Ficus diversifolia Blume, Griselinia littoralis Raoul (Cornaceae) und vielen anderen. Von einheimischen niederen Gewächsen sei auf die gelben und orangefarbigen Flechten hingewiesen, bei welchen die Farbstoffe in den äußeren Teilen des Thallusquerschnittes untergebracht sind: Xanthoria parietina, Caloplaca murorum, Rhizocarpon geographicum.

Bei diesen Pflanzen findet sich tatsächlich das Chlorophyll unter einem gelben bis orangefarbigen Schirm, der den brechbareren Strahlen in hohem Grade den Zutritt zum Chlorophyllfarbstoff erschwert und dessen Bedeutung vielleicht in der Herabsetzung der Transpiration beruht, die ja nach Wiesner besonders durch die im Chlorophyll so stark absorbierten brechbareren Strahlen gefördert wird.

Ein weiterer Einwand gegen meine Auffassung über den Zusammenhang zwischen Laubfarbe und Himmelslicht, soll sich nach Wiesner aus dem Verhalten verschieden stark belichteter Blätter einheimischer Bäume ergeben. Nach meiner Auffassung „müßten die direkt bestrahlten Triebe eines Baumes im Vergleiche zu den im

Innern der Krone befindlichen ein intensiveres Grün zeigen, da die letzteren nur der Wirkung des diffusen Lichtes unterliegen".

Die hier angeführten Tatsachen — Erbleichen der Blätter bei starker Besonnung, tieferes Grün bei mäßigerem Lichtgenuß — sprechen nicht gegen meine Auffassung, sondern sind, wie in den vorhergehenden Abschnitten gezeigt worden ist, mit ihr vereinbar, da es ja nicht bloß auf möglichste Ausnutzung der Sonnenstrahlung ankommt, sondern auch auf die Vermeidung der sich daran knüpfenden Gefahr zu starker Erwärmung. Gerade von diesem Gesichtspunkte aus dürfte insbesondere auch das etappenweise erfolgende Ergrünen der Blätter, deren maximaler Chlorophyllgehalt bei manchen Koniferen unter Umständen sich erst im dritten Jahr einstellt, verständlich werden. Die physiologische Bedingtheit dieses eigentümlichen Verhaltens zu erforschen, ist eine Aufgabe für sich. In biologischer Beziehung dürfte, nicht nur für die einzelne Nadel, sondern für den ganzen Baum eine weniger gesättigte Färbung der Nadeln von Wichtigkeit sein, da ja die letzteren im ersten Jahre noch nicht die völlige Ausbildung ihrer Gewebe [1]) erreicht haben. Ohne auf Einzelheiten einzugehen, deren Besprechung zu weit führen würde, sei bloß auf die geringere Resistenz der jungen Nadeln gegenüber dem Austrocknen hingewiesen, wie sie oft nach strengen Frösten bei nicht völlig winterharten Koniferen zu beobachten ist. Während, z. B. bei Abies pinsapo, A. nobilis, A. amabilis, die zwei- und mehrjährigen Nadeln die austrocknende Wirkung ohne Schaden ertragen, verfallen zuerst die diesjährigen, gewöhnlich an der Spitze beginnend, dem Vertrocknen. Es stellt sich also hier das Dürrwerden in derselben Reihenfolge ein wie an abgetrennten Zweigen.

Die Einwendungen, welche Wiesner meiner Auffassung gegenüber erhoben hat, sind, wie schon bemerkt, hauptsächlich dadurch veranlaßt, daß er, bei alleiniger Berücksichtigung der chemischen Wirkungen der Insolation, deren thermische Wirkungen nicht hinreichend in Betracht gezogen hat. Ich brauche wohl nicht besonders hervorzuheben, daß es mir fern liegt, in ein entgegengesetztes Extrem

---

1) Vgl. Strasburger, Leitungsbahnen, S. 107.

verfallen zu wollen; es schien mir nur geboten, der anderen Auffassung, die übrigens schon von anderen Forschern vertreten worden ist, zu ihrem Rechte zu verhelfen. Selbst Pringsheim hat in einer seiner Arbeiten[1]) „Über die Zerstörung des Chlorophylls innerhalb der Pflanze unter dem Einfluß konzentrierten Sonnenlichts" darauf hingewiesen, daß bei niederen Lichtintensitäten die Zerstörung des grünen Farbstoffs höchst unwahrscheinlich ist. In abgekühltem Wasser untergebrachte Spirogyren und andere Algen, die im Hochsommer 16 Stunden lang der Sonne ausgesetzt waren, sah er grün und gesund bleiben. Zum Absterben gelangten sie nur, wenn die Temperatur des Wassers zu hoch gestiegen war. Und doch tritt, wie leicht zu beobachten ist, bei fortgesetzter intensiver Besonnung ein zunehmendes Erbleichen verschiedener Grünalgen ein, die fast weiß werden können und bei schwächerer Belichtung wieder allmählich ergrünen. Hier findet also tatsächlich eine Zerstörung des Chlorophylls statt, die nach unserer Auffassung im Dienste der Erhaltung des Organismus steht. Die Pflanze ist fähig, den Chlorophyllgehalt zu steigern und zu verringern im Interesse der Regulierung der Strahlenabsorption. Der je nach der Belichtungsstärke wechselnde Sättigungsgrad der grünen Farbe der Assimilationsorgane wird von diesem Gesichtspunkte aus dem Verständnis um ein beträchtliches näher gerückt.

Die rasche Zerstörung des Chlorophylls in konzentriertem Sonnenlicht, der langsamer sich vollziehende, gleichsinnige Prozeß, insbesondere bei jugendlichen Pflanzenteilen, hat im Verein mit theoretischen Erwägungen, Veranlassung gegeben zu der von verschiedenen Forschern vertretenen Annahme, daß auch beim Assimilationsvorgang das Chlorophyll fortlaufend eine Zersetzung und Regeneration erfahre.

Gegen diese Ansicht wendete sich Reinke[2]) unter Berufung auf die Ergebnisse von Versuchen mit der Ulvacee Monostroma latissimum. Nachdem Thallusstücke dieser Meeresalge im getöteten Zustande über zwei Stunden der Mittagssonne bei völlig

---

1) N. Pringsheim, Untersuchungen über das Chlorophyll, V. Abt. Monatsberichte der Kgl. Akademie der Wissenschaften zu Berlin 1881, S. 11.

2) J., Reinke, Photometrische Untersuchungen über die Absorption des Lichtes in den Assimilationsorganen. Bot. Zeitung 1886, S. 247.

wolkenlosem Himmel ausgesetzt gewesen waren, ergab die photometrische Untersuchung im Absorptionsband I (im Rot) die gleiche Absorption wie vor der Tötung. Reinke schließt hieraus, daß das Chlorophyll, solange es in den Chromatophoren enthalten ist, gegen nichtkonzentriertes Sonnenlicht immun ist und erst nach der Lostrennung aus dem Stroma der Chromatophoren im Lichte leicht zersetzlich wird.

In Übereinstimmung mit Reinke findet Pantanelli[1]), daß der sehr verbreiteten Anschauung einer fortwährenden Zerstörung und Wiederbildung von Chlorophyll die experimentelle Grundlage durchaus fehlt. Da, wo eine nachweisbare, durch konzentriertes Sonnenlicht veranlaßte Zerstörung eingetreten ist, stellt sich nach ihm niemals wieder Neubildung ein; es erfolgt vielmehr früher oder später der Tod. Bei kürzerer Dauer der Wirkung tritt eine vorübergehende Sistierung der Assimilationstätigkeit ein, die Chlorophyllkörner ermüden gewissermaßen, um sich nach Aufhören der ungünstigen Wirkung wieder zu erholen.

Von ganz besonderer Bedeutung für dieses Gebiet der Pflanzenphysiologie sind die ausgezeichneten Untersuchungen von Hertel[2]), welche zeigen, wie die grüne Pflanzenzelle in ganz besonderer Weise gegen die für nicht grüne Organismen so gefährliche Wirkung gewisser Lichtstrahlen geschützt ist. Es lag übrigens nahe das Vorhandensein einer relativen, unter den gewöhnlichen Belichtungsverhältnissen ausreichenden Resistenz des grünen Farbstoffs anzunehmen bei Organismen, die auf die Ausnutzung der Sonnenstrahlung beim photosynthetischen Prozeß der Kohlenstoffassimilation angewiesen sind.

Hertel setzte verschiedenartige Lebewesen einer Bestrahlung mit Licht von 280 $\mu\mu$ Wellenlänge (Magnesiumlinie) aus. Bei Bakterien sah er die Bewegungen bei Beginn der Bestrahlung zunächst lebhafter

---

1) E. Pantanelli, Abhängigkeit der Sauerstoffausscheidung belichteter Pflanzen von äußeren Bedingungen. Jahrbücher für wissenschaftl. Botanik, 1904, Bd. XXXIX.

2) E. Hertel, Über Beeinflussung des Organismus durch Licht, speziell durch die chemisch wirksamen Strahlen. Zeitschrift für allgemeine Physiologie, herausgeg. von Verworn, 1904, Bd. IV, S. 39. Ein kurzes Referat der Hertelschen Arbeiten von M. Wolff in der Naturwissenschaftlichen Wochenschrift 1908, S. 38.

werden, dann aber ermatten und aufhören, worauf der Tod sich einstellte.

Ähnliches wurde bei Tieren aus verschiedenen Gruppen beobachtet. Auch in den Zellen von Elodea canadensis trat Verlangsamung, später Stillstand der Plasmarotation ein, der nach längerer Einwirkung der Strahlen nicht wieder rückgängig zu machen war. Bei Blättern, die lange im Dunkeln gelegen hatten, genügte eine kürzere Bestrahlungsfrist, um die Sistierung der Plasmabewegung herbeizuführen, als bei solchen, die vor dem Versuch dem Tageslicht ausgesetzt gewesen waren. Diese zufällige Wahrnehmung führte Hertel zu dem wichtigen Ergebnis, daß bei gleichzeitiger Belichtung mit ultraviolettem und sichtbarem Licht die schädigende Wirkung der ultravioletten Strahlen eine geraume Zeit aufgehalten wird.

Tiere, die in Symbiose mit grünen Algen leben, verhalten sich ähnlich wie die chlorophyllhaltigen Elodeazellen. Grüne Paramaecien, die in ihrem Leibe Zoochlorellen beherbergen, erweisen sich, nach vorhergegangener Belichtung mit weißem Licht, widerstandsfähiger als farblose Infusorien, Hydra viridis unter ähnlichen Umständen resistenter als farblose Hydren.

Die bei gleichzeitiger oder vorhergehender Belichtung der Versuchsobjekte mit Strahlen geringerer Brechbarkeit zutage tretende Verzögerung der Wirkung der ultravioletten Strahlen erklärt Hertel in folgender Weise. Auf Grund seiner Versuche gelangt er zunächst zu der Annahme, daß der schädigende Einfluß des ultravioletten Lichts in einer energischen, das Leben vernichtenden Sauerstoffentziehung beruht (S. 37). Diejenigen Organismen nun, die einen schnelleren Ersatz für den Sauerstoffverlust haben, also die belichteten chlorophyllführenden assimilierenden Pflanzenteile, ferner Tiere, die in Symbiose mit Algen leben, kurz Organismen, welche bei Belichtung Sauerstoff produzieren, also gewissermaßen davon einen Vorrat bei sich haben, werden der desoxydierenden Eigenschaft der ultravioletten Strahlen am längsten Widerstand leisten.

Der Umstand, daß grüne Paramäcien, bei vorherigem Aufenthalt im Dunkeln, ebenso schnell wie farblose getötet werden, ist in biologischer Beziehung ohne Bedeutung, da dieser Fall in der Natur

kaum eintreten dürfte, da der Einwirkung des ungeschwächten, gefährlichen Sonnenlichtes stets mehr oder weniger lange diffuse Beleuchtung vorangeht.

Die Hertelschen Untersuchungsergebnisse sind für die Frage des Chlorophyllschutzes gegen die Sonnenstrahlung von großer Tragweite und verdienen von botanischer Seite eingehendste Berücksichtigung. Schon jetzt scheint mir die in diesem Abschnitt aufgestellte Anschauung durch sie eine Stütze zu erhalten. Das Chlorophyll, das seine Funktion nur im Lichte ausüben kann, muß unter normalen Verhältnissen gegen dessen zerstörende Wirkung geschützt sein. Es scheint mir daher richtiger zu sein, in Fällen, wo tatsächlich bei starker Belichtung, aber unter sonst normalen Ernährungsbedingungen, die Assimilationsorgane bleicher werden, statt von Zerstörung des Chlorophylls, viel mehr von Regulierung seines Gehaltes im Dienste der Regulierung der Strahlenabsorption zu sprechen.

VIII.

Zur Biologie nicht grüner Algen.

Um zum Verständnis der grünen Farbe der dem vollen Genuß des diffusen Tageslichtes ausgesetzten Gewächse zu gelangen, waren wir von dem relativ einfachsten, durch Engelmann klargelegten Fall der roten Florideen ausgegangen, deren Färbung komplementär ist zu den in tieferen Meeresschichten allein noch reichlicher bemessenen grünen und blauen Strahlen. Es dürfte nun eine lohnende Aufgabe sein zu untersuchen, ob die bei der Betrachtung der grünen Gewächse gewonnenen allgemeinen Gesichtspunkte nicht auch ihrerseits wieder geeignet sind, das Verständnis der Biologie der mit anderen Chromophyllen versehenen Algen zu fördern.

Das Chlorophyll mit seinen beiden verschiedenfarbigen Anteilen kann, unter den der Absorption der Sonnenstrahlung dienenden Pigmenten, als das Hauptpigment der Pflanzen betrachtet werden, tritt es doch gegenüber allen anderen, die als Nebenpigmente bezeichnet werden können, in den Vordergrund und genügt es ja in den Assimilationsorganen der großen Mehrzahl der Pflanzen des Landes und der seichteren Gewässer zur Ausnutzung des der Erdoberfläche zufließenden, diffusen Tageslichtes. Wie kommt es aber, wird man sich fragen, daß sowohl auf feuchtem Boden, wie im seichten Wasser neben den grünen Gewächsen, also anscheinend unter denselben Beleuchtungsbedingungen, sich solche finden aus den Klassen der Algen und Spaltalgen, deren Chromophylle blaugrün, violett, rot, braun oder sonstwie von Grün abweichend gefärbt sind.

Engelmann, der die nahen Beziehungen zwischen Chromatophorenfarbe und Kohlenstoffassimilation erkannt und gezeigt hat, daß im allgemeinen die Komplementärfarben einer jeden Alge die assimi-

latorisch wirksamsten sind, hat in geistvoller Weise die von ihm entdeckten Beziehungen zur Erklärung der Verteilung der verschieden gefärbten Meeresalgen in den verschiedenen Tiefenregionen des Meeres benutzt. Am klarsten treten diese Beziehungen hervor in dem in dieser Abhandlung als Ausgangspunkt benutzten Beispiel der in der Tiefe gedeihenden Rotalgen oder Florideen, deren rotes Chromophyll komplementär gefärbt ist zu dem in beträchtlichen Meerestiefen grünblauen Lichte. Schon schwerer verständlich ist das Verhalten der Braunalgen oder Phaeophyceen, welche weniger tief als Rotalgen vorkommen und besonders in den nördlichen Meeren durch ihr massenhaftes Auftreten eine zwischen der tiefsten roten und der obersten grünen eingeschobene braune Zone charakterisieren, eine Zone, aus der allerdings weder grüne noch rote Algen ausgeschlossen sind. Das braune Chromophyll der Phaeophyceen, welches in der weniger brechbaren Hälfte des Spektrums mit dem Chlorophyll nahezu übereinstimmt, weicht in der stärker brechbaren Hälfte davon ab durch die viel stärkere Absorption im Grün, an welcher Stelle, gleichwie bei den Rotalgen, das Absorptionsmaximum erreicht wird. Wenn nun hieraus das Eindringen von Brauntangen in tiefere Zonen, in welchen die Grünalgen zurücktreten, begreiflich erscheinen mag, da letztere die grünen Strahlen in ihrem Chromophyll fast nicht absorbieren, wodurch sie den Braunalgen gegenüber im Nachteil sind, so muß es andererseits auffallen, daß zahlreiche Brauntange, wie auch die in bezug auf Lichtabsorption im Chromophyll sich ähnlich verhaltenden Diatomeen auch massenhaft an Orten gedeihen, wo sie dem vollen Lichtgenuß ausgesetzt sind und von welchen selbst Florideen, die allerdings dann in ihrer Färbung von den Formen der Tiefe mehr oder weniger abzuweichen pflegen, nicht ausgeschlossen sind.

Die Tatsache des Nebeneinandervorkommens der verschieden gefärbten Algen ist, wie aus der Darstellung von Oltmanns[1]) hervorgeht, Veranlassung gewesen, sogar die erwähnte Auffassung Engelmanns, als nicht hinreichend begründet zu erachten. Es soll nicht, wie die genannten Forscher wollen, die Qualität, also die Zu-

1) Fr., Oltmanns, Morphologie und Biologie der Meeresalgen, Jena 1905, Bd. III, S. 190 u. ff.

sammensetzung des Lichtes in erster Linie maßgebend sein für die Verteilung der verschiedenfarbigen Algen in verschiedenen Meerestiefen, sondern, wie Oltmanns im Anschluß an Berthold[1]) annimmt, seine mehr oder weniger große Intensität.

Wenn nun auch Oltmanns nicht zuzugeben vermag, daß Wasser- und Algenfarbe heute jederzeit aufeinander abgestimmt sind, so hält doch auch er es für möglich, daß die Wasserfarbe einstmals bei der Entstehung der roten Formen eine Rolle gespielt habe und die roten Formen in der Tiefe des Meeres entstanden seien. Man könnte dann, meint er, annehmen, daß spätere Wanderungen der Grünalgen nach abwärts, der Phaeophyceen nach aufwärts eine Störung der ursprünglichen Anordnung herbeigeführt hätten.

Obschon mir auf diesem Gebiete nur wenige eigene Erfahrungen zur Verfügung stehen, so dürfte es doch, im Interesse der Klärung der Fragestellungen, angezeigt sein, die bei der Betrachtung des grünen Chromophylls gewonnenen Gesichtspunkte zur Beurteilung der anderen Chromophylle herbeizuziehen. Hierbei müssen wir uns vor allem daran erinnern, daß die Chromophylle in bezug auf Strahlenabsorption derart beschaffen sein müssen, daß einerseits die zur Verfügung stehenden Strahlen in genügender Weise ausgenutzt, andererseits aber auch die Gefahren, die sich an zu starke Absorption knüpfen können, vermieden werden. Unter möglicher Gefährdung denken wir hier weniger an die meist allein in Betracht gezogenen chemischen Wirkungen der Sonnenstrahlen, insbesondere die Zerstörung der Chromophyllfarbstoffe, als vielmehr an ihre bisher nicht hinreichend gewürdigte thermische Wirkung, die in einer Schaden bringenden Erwärmung bestehen.

Schon im Jahre 1882 hat Engelmann hervorgehoben, daß aus dem nicht seltenen Vorkommen von roten Algen an der Oberfläche des Meeres kein triftiger Einwand gegen die Erklärung der ungleichen Tiefenverteilung der verschiedenfarbigen Algen aus der selektiven Absorption des Wassers gefolgert werden könne. Im weißen Tageslichte sind ja gleichfalls die für die Kohlensäurezerlegung der roten

1) G., Berthold, Über die Verteilung der Algen im Golf von Neapel. Mitteilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel, 1882, Bd. III, Heft III.

Algen wichtigsten Strahlen, nämlich die gelbgrünen und grünen sehr reichlich vertreten. Dasselbe gilt mutatis mutandis für die gelbes Chromophyll enthaltenden Arten, die ja auch keineswegs auf größere Wassertiefen beschränkt sind. Die roten und gelben Strahlen sind, nach Engelmann, zwar unnütz für die nahe der Oberfläche vorkommenden Florideen, brauchen ihnen aber doch nicht zu schaden. Der in dieser übrigens bloß beiläufigen Bemerkung ausgesprochenen Äußerung Engelmanns können wir uns, auf Grund der Ergebnisse unserer Untersuchung, nicht anschließen. Das Hinzutreten eines neuen Pigmentes oder eine derartige Änderung des ursprünglichen Pigmentes, welche die Absorption weiterer Strahlengruppen zur Folge hat, kann je nach Umständen bald von Vorteil, bald von Nachteil sein. Es kann nämlich einerseits ein Gewinn an Energiezufuhr erreicht werden, andererseits aber, mit der Zunahme der Absorption, die Gefahr zu starker Erwärmung verbunden sein.

Durch auffallend dunkle Färbung zeichnen sich viele Brauntange oder Phaeophyceae aus (Fucaceen, Laminariaceen usw). In den braunen Farbstoffträgern werden zwar nicht alle sichtbaren Strahlen gleichmäßig ausgelöscht, denn sonst würden sie schwarz oder grau erscheinen, aber es kommt zu der Absorption im Chlorophyll — rot bis gelb, blau bis violett — noch die im Gegensatz zu grünen Gewächsen sehr beträchtliche Absorption im Grün hinzu.

Untersuchungen über die Assimimilationsgröße von Brauntangen im Vergleich zu rein grünen Meeresalgen liegen zurzeit noch nicht vor; es ist aber höchst wahrscheinlich, daß die Chromatophoren der Phäophyceen diejenigen der Chlorophyceen in ihrer Leistungsfähigkeit übertreffen. Dafür spricht die rasch erreichte ansehnliche Größe der stattlichen Fucaceen und Laminariaceen, unter welch letzteren die größte der europäischen Arten die riesige Saccorhiza bulbosa J. A., deren ausgebreitete Spreite 2—4 m erreicht und die nach den Untersuchungen von Philipps einjährig sein soll. Eine gleich kurze Lebensdauer wird der 20—30 m Länge erreichenden Nereocystis Luetkeana zugeschrieben [1]).

1) Vgl. J. Reinke, Studien zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Laminariazeen, Kiel 1903. Hier auch weitere Literaturangaben.

Es liegt die Annahme nahe, daß die außerordentliche Wachstumsenergie dieser Braunalgen nicht zum geringsten Teil mit der großen Absorptionsfähigkeit ihres Chromophylls in Zusammenhang steht, indem sie gegenüber anderen Algen, insbesondere den Chlorophyceen, in der Ausnutzung der Sonnenstrahlen begünstigt sind.

Die Laminariaceen sind polare Gewächse[1]). Die Eismeere des Nordens sind ihre Heimat, und von diesen aus dringen sie durch die Behringstraße an asiatischen und amerikanischen Küsten ebenso in den Großen Ozean vor, wie sie in der Atlantik über Grönland nach Amerika und nach den westeuropäischen Küsten übergreifen. Gegen den Äquator, in wärmeren Meeren, treten sie zurück. So kommen im Mittelmeere nur noch spärliche Laminarien, und zwar, wie es scheint, zum Teil nur verschleppt vor. Die einzige autochthone Art, L. Rodriguezzii Bornet[2]), bewohnt an den Küsten von Menorca die stets kühlen Tiefen von 105—150 m. In der südlichen Hemisphäre erstreckt sich ihr Bereich von der Antarktis bis zu den Südspitzen Afrikas und Südamerikas. Neben den Laminarien bilden in nordischen Meeren die Fucaceen die Hauptmasse der Algen, und es gehören die meist stattlichen Pflanzen dieser Gruppe, die sich zu wald- oder buschartigen Beständen zusammendrängen und einen zur Ebbezeit freiliegenden braunen Gürtel bilden, zu den charakteristischsten Erscheinungen des nordischen Strandes. In den wärmeren Regionen, so schon im Mittelmeer, fehlen diese Gürtel. Hier treten die Fucaceen in lockeren Beständen einzelner stark buschiger Pflanzen auf.

Die geographische Verbreitung der stattlichsten Brauntange, ihre Bevorzugung kalter Meere, ihr Zurücktreten in wärmeren, weisen schon darauf hin, daß sie auf niedere Temperaturen gestimmt sind. Nicht die Kälte, sondern die Wärme setzt ihrer Verbreitung ein Hindernis entgegen. Die Tange borealer Zonen wachsen noch, wie Kjellmann gefunden hat, bei Temperaturen von 2^0 unter Null, und auch in milderen Erdstrichen, so an den Küsten des westlichen Europa, fällt die Vegetation der Laminarien und manch anderer, nament-

1) Oltmanns l. c., S. 424.

2) Ed. Bornet, Note sur une nouvelle espèce de Laminaire (Laminaria Rodriguezii) de la Mediterranée, Bulletin de la Soc. bot. de France, 1888, Tome XXV.

lich größerer Braunalgen in die kühle Jahreszeit, wenn die Sonne niedriger steht und das Wasser kühler ist als im Sommer. Unter solchen Umständen kann die im Vergleich zu grünen Gewächsen stärkere und gleichmäßigere Absorption der Strahlung in den braunen Farbstoffträgern nur von Vorteil sein.

Was aber dem Typus der Braunalgen in kühlen Meeren zum Vorteil gereicht und es verständlich erscheinen läßt, daß er hier zur größten Formenmannigfaltigkeit gelangt ist, nämlich die Fähigkeit, die spärlich zugemessenen Sonnenstrahlen gut auszunützen, kann in südlicheren Breiten bei höherem Sonnenstande und höherer Wassertemperatur in das Gegenteil umschlagen. Es kann eine supraoptimale oder gar gefährliche Erwärmung eintreten, insbesondere bei ruhiger See, wenn gar die Algen in der Nähe des Meeresspiegels dichte Wiesen bilden, wie an den nördlichen Küsten oder selbst, wie manche Fucaceen, stundenlang außerhalb des Wassers direkt der Sonne ausgesetzt sind. Hier zeigen sie allerdings, wie ich dies Ende August bei Molde in Norwegen bei Fucus vesiculosus, F. serratus und Ascophyllum nodosum gesehen habe, eine auffallend hellgelbliche Färbung. Wie mir Herr Dr. Hans Kniep mitteilte, ist in anderen Fjorden, die, wie der Moldefjord, vor starker Brandung geschützt sind und folglich sehr ruhiges Wasser haben, diese Erscheinung ebenfalls ganz allgemein zu beobachten, während an Stellen, die dem Wellenschlag ausgesetzt sind, die Farbe der Fucaceen eine ganz bedeutend dunklere ist. Nur eine Art weist auch hier eine gelbe, mit der der Fjordformen übereinstimmende Färbung auf: Pelvetia canaliculata. Bekanntlich bildet nun diese Art die höchste Zone des Tanggürtels; sie ist nur kurze Zeit von Wasser bedeckt und meist auf das Spritzwasser angewiesen. Die Insolation und damit die Erwärmungsgefahr ist also an ihrem Standorte viel größer, als dies bei den anderen Spezies der Fall ist. Verringert ist bei ihr die Gefahr außerdem noch durch die geringere Mächtigkeit ihres Thallus.

Im Mittelmeer, wo die höherstehende Sonne viel kräftiger wirkt und im Sommer die See meist sehr ruhig ist, so daß das Wasser sich in der Nähe der Oberfläche stark erwärmt, fehlen denn auch geschlossene Brauntanggürtel; was hier von Fucaceen vorkommt,

tritt, worauf oben bereits aufmerksam gemacht wurde, nur unter dem Wasserspiegel in Gestalt vereinzelter Büsche auf, die dazu die Strahlung unter Umständen stark zurückzuwerfen vermögen. Auch darin, daß die Thallusoberfläche dieser Formen, die sich hauptsächlich aus Arten der Gattungen Cystosira und Sargassum zusammensetzen, im Vergleich zu der der Fucusarten sehr stark vermindert ist, spricht sich ein Schutz gegen zu starke Bestrahlung aus.

Viel mannigfaltiger als bei den Phaeophyceen ist die Färbung der Chromatophoren in der Gruppe der Florideen. Die rein roten Formen treten nicht bloß in beträchtlichen Tiefen auf, an deren Licht sie ganz besonders angepaßt sind, sondern auch in der Nähe des Meeresspiegels, wo sie mit andersgefärbten, grünen und braunen Algen, insbesondere auch mit braunen Florideen zusammentreffen können.

Wie schon erwähnt wird durch dieses bunte Nebeneinander der verschieden gefärbten Algen das Verständnis der Verbreitungsursachen in hohem Grade erschwert, und es kann sich daher hier nur um die Hervorhebung eines bisher nicht hinreichend gewürdigten Gesichtspunktes handeln, der nicht unwesentlich zur Klärung beitragen dürfte.

Die dunkleren Arten sind, wie wir es wahrscheinlich zu machen versucht haben, in bezug auf Absorption der Strahlung den helleren gegenüber im Vorzug, was ihnen insbesondere in der kühleren Jahreszeit, bei niedrigerem Sonnenstande von Vorteil sein muß. Es wird nun darauf zu achten sein, ob nicht die dunkler gefärbten Florideen, im Gegensatz zu den helleren, die Jahreszeiten bevorzugen, in denen die Gefahr übermäßiger Erwärmung an ihren Standorten ausgeschlossen ist. Für Süßwasseralgen scheint dies tatsächlich zuzutreffen. So treten in einem Quellbache bei Jena, auf Gesteinen des Grundes festsitzend, in der kalten Jahreszeit ein dunkles, fast schwarzes Batrachospermum moniliforme, ein brauner Hydrurus in manchen Jahren in großen Mengen auf; nicht weit davon kommt die ebenfalls fast schwarze Oscillaria princeps massenhaft auf dem Schlamme vor; braune Überzüge von Diatomeen bedecken Gesteine und Boden. Erst wenn die Vegetation dieser nicht grünen Algen im Frühjahr zurückzugehen beginnt, erreichen die Grünalgen, insbesondere Cladophora und Vaucheria, den Höhepunkt ihrer Entwicklung. Dabei

bleibt die Temperatur des als starke Quelle aus dem Kalkgebirge entspringenden, meist im Schatten dahinfließenden Bächleins auch im Sommer ziemlich niedrig. Die Bildung organischer Substanz scheint also bei der schwachen Belichtung des Winters und des ersten Frühjahrs am lebhaftesten in den am dunkelsten gefärbten Algen vor sich zu gehen, welche infolge einer gleichmäßigeren Absorption der Sonnenstrahlung den grünen Algen gegenüber bevorzugt sind.

Im späteren Frühjahr und im Sommeranfang treten auch dort, wo sie nicht von den Vaucherien überwuchert werden, Batrachospermum und Hydrurus, desgleichen die schwarzbraune Oscillaria sehr zurück. Die Vaucheriarasen dehnen sich immer mehr aus, bis auch sie, im Hochsommer, in sonnigen Perioden, zunächst stellenweise im direkten Sonnenlichte vergilben und zuletzt bis auf geringe Reste verschwinden.

Wenn auch recht verschiedene Ursachen diese Reihenfolge in dem Auftreten bestimmen mögen, so scheint doch die direkte Erwärmung der Algenrasen hierbei eine nicht unwesentliche Rolle zu spielen. Die dunkeln Algen, die vielleicht, wie für Hydrurus[1]) bekannt, der bei 19—20° schon nach 24 Stunden abstirbt, nach Overton[2]) dies sogar schon bei 13° zu tun beginnt, an sich schon auf niedere Temperaturen abgestimmt sind, erwärmen sich stärker als die grünen, welche gerade die Strahlen, denen die größte Energie zukommt, nämlich die gelben und grünen fast ungeschwächt durchlassen.

Man könnte hier einwenden, daß die Temperatur dünner Algenfäden, in welchen die die Strahlung absorbierenden Farbstoffträger nur einen sehr kleinen Teil des Zellinhaltes ausmachen, nur um einen geringen, kaum in Betracht kommenden Betrag diejenige des sie umspülenden Wassers übertreffen könne und daß durch Leitung der Wärme im Wasser, sowie durch Strömungen des Wassers, der Überschuß rasch genug sich auf die Umgebung verteilen möchte.

---

1) G. Klebs, Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896, S. 442.

2) Overton, Notizen über die Grünalgen des Ober-Engadins. Berichte d. Schweizer. bot. Gesellschaft 1897, Heft VII.

Für vereinzelte Fäden mag dies gelten, aber nicht für die Rasen von Batrachospermum, Vaucheria und die Überzüge der Oscillarien und Diatomeen.

Die von zahlreichen Forschern bei Algenkulturen gemachten Erfahrungen zeigen, daß wohl die meisten dieser Organismen auf relativ niedere Temperaturen abgestimmt sind oder doch zum mindesten solche weit besser vertragen als die höheren[1]). Oft genug sieht man in der Sonne ausgesetzten Gefäßen die Algen schon nach kurzer Zeit des Wärmetodes sterben. So beruht, nach Miquel[2]), die schädigende Wirkung der Sonnenstrahlen auf Diatomeen hauptsächlich auf der starken Erwärmung des Diatomeenbesatzes.

Die folgenden Beobachtungen zeigen, daß bei lebhafter Insolation tatsächlich eine nicht unbeträchtliche Temperaturerhöhung eintritt, nicht nur in Algenrasen, die in kleineren Glasgefäßen gehalten werden, sondern auch dann, wenn sie von größeren, selbst langsam fließenden Wassermengen umgeben sind.

In das Innere eines besonnten Rasens von Batrachospermum moniliforme, das auf einem Stein festsitzend, sich am Grund eines langsam fließenden Bächleins befand, wurde die Kugel eines Thermometers eingeführt. Im Inneren überstieg die Temperatur um 2,6 C — 16,6° gegenüber 14° C — diejenige des umgebenden Wassers in nächster Nähe der Alge. Die von einem dichten Vaucheriapolster umgebene Thermometerkugel zeigte unter denselben Umständen Temperaturüberschüsse von 1,5—2,6°.

Bedenkt man, daß das Thermometer uns nur die Wärmesteigerung in dem von Algen durchsetzten Wasser anzeigt und nicht diejenige der Algen selbst, deren Temperatur noch höher ansteigt, so wird man zugeben, daß, wo größere kompaktere Algenthalli, dichtere Rasen oder auch nur Bodenüberzüge von der hochstehenden Sonne getroffen werden, die Gefahr der Schädigung durch zu hohe Temperaturen nicht ausgeschlossen ist. Dies gilt nicht bloß für die Be-

---

1) Oltmanns l. c., S. 186.

2) P. Miquel, De la culture artificielle des diatomées. Le Diatomiste 1892, Bd. I, Zitiert nach O. Richter, Zur Physiologie der Diatomeen. Sitzungsber. der Wiener Akad. Januar 1906.

wohner der süßen Gewässer, sondern wenigstens in südlicheren Breiten, auch für diejenigen des Meeres. Das nach Schimper in den obersten Schichten häufig sich einstellende massenhafte Absterben der Planktondiatomeen führt Karsten[1]) auf die „schädigenden Wirkungen der tropischen, senkrecht niedergehenden Sonnenstrahlen zurück". In der Umgegend von Neapel, wo während der Sommermonate die Oberflächentemperatur auf 25 — 27° zu steigen pflegt und nach Berthold die Algenvegetation im Hochsommer an frei exponierten Standorten im ruhigen seichten Wasser verschwindet, während sie sich gleichzeitig im Bereiche der täglichen Brandung erhält, ist dies wahrscheinlich auf die bei der starken Insolation eintretende Erwärmung zurückzuführen, die natürlich im bewegten Wasser nie so stark sein wird als im ruhigen.

Mit dieser Auffassung harmonieren die Angaben Bertholds[2]) in seiner klassischen Darstellung der Verteilung der Algen im Golf von Neapel. „Die größte Zahl der Formen drängt sich in der Nähe der Schattengrenze zusammen, eine Erscheinung, welche aufs bestimmteste beweist, wie sehr das Gedeihen der Vegetation von einem intensiven zerstreuten Tageslicht begünstigt wird. Andere bewohnen nicht mehr fortwährend beschattete Örtlichkeiten. An ganz freien Stellen fällt ihre Vegetationszeit in die Winter- und ersten Frühjahrsmonate, in welchen die Intensität der direkten Beleuchtung keine große ist. Allein mit Vorliebe suchen sie gerade diejenigen Örtlichkeiten auf, welche wenigstens einen Teil des Tages hindurch der Wirkung der direkten Sonnenstrahlen entzogen sind oder von einer nicht zu mächtigen Schicht schwach getrübter Wassermassen bedeckt sind, so die Bryopsisarten und auch die Codien.

Das volle Sonnenlicht sucht die Mehrzahl der braunen Algen auf . . . Sie sind deshalb für die sonnigen, seichten Küstenregionen bezeichnend. Trotzdem halten auch sie sich im allgemeinen kaum länger als bis zu Ende der ersten Sommermonate. Im Hochsommer

---

1) G. Karsten, Das indische Phytoplankton. Wissenschaftliche Ergebnisse der deutschen Tiefsee-Expedition, Bd. II, Teil II, S. 490.

2) G. Berthold, Über die Verteilung der Algen im Golf von Neapel. Mitteilungen aus der zool. Station zu Neapel, 1882, Bd. II, Heft IV, S. 415 ff.

sind die ruhigen, sonnigen Standorte in geringen Tiefen vollkommen verödet und kahl. . . . Keine der außerhalb der Schattengrenze vegetierenden Florideen zeigt aber die reine Rotfärbung, der Ton wird zuerst dunkler. In den extremen Fällen bleichen alle diese Florideen ganz aus. Die einzelnen Zellen sind dann noch stark verlängert und oft gedunsen. Gewöhnlich sterben solche Exemplare, wenn die intensive Beleuchtung längere Zeit anhält, vollständig ab, während sie beim Eintritt günstigerer Beleuchtungsverhältnisse bald ihre normale Farbe wieder annehmen."

Die Arbeit Bertholds datiert aus der Zeit, wo unter dem Eindruck der bekannten Pringsheimschen Arbeiten die Bedeutung der das Chlorophyll zerstörenden Wirkung des Sonnenlichts in hohem Grade überschätzt wurde. Wir dürfen uns daher nicht wundern, wenn Berthold (S. 428) bei der Erklärung der von ihm beobachteten Erscheinungen auf diesen Punkt das Hauptgewicht legt.

Das Verschwinden der Vegetation im Hochsommer an der Niveaugrenze kann nämlich nach Berthold „nur eine Folge der Lichtwirkung sein, da sich die Ausbleichung der Thallome der Florideen gegen das Ende der Vegetationsperiode im Sommer direkt nachweisen läßt und eine Erwärmung der dünnen Thallome der Algen über die Temperatur des umgebenden Wassers schon durch die geringe Diathermaneität der letzteren ausgeschlossen ist".

Unter Lichtwirkung versteht Berthold im vorhergehenden jedenfalls eine chemische Wirkung der Sonnenstrahlung, da er sie einer, nach ihm ausgeschlossenen, thermischen gegenüberstellt. Welche von diesen beiden in solchen Fällen maßgebend ist, läßt sich nur auf experimentellem Wege feststellen. Ausgeschlossen ist, wie wir gesehen haben, eine thermische Wirkung keineswegs, da es sich hier nicht um dunkle Wärmestrahlen handelt, für welche das Wasser nur wenig durchlässig ist, sondern um die auch für unser Auge wahrnehmbaren Strahlen, welche in den Chromoplasten absorbiert werden und die Erwärmung des Thallus bewirken. Daß Temperaturerhöhung für sich allein schon hinreicht, um eine Verfärbung des Thallus zu verursachen, ergaben mir Versuche mit dem genannten braunen Batrachospermum, das schon nach sechsstündigem Aufenthalt im

Dunkeln bei einer Temperatur von 35—36° C seine Farbe, ebenso wie besonnte Exemplare, ohne zunächst abzusterben, in ein helles Rotviolett verwandelte.

Was nun auch das bei zahlreichen Algen beobachtete Bleichen des Thallus bei intensiver Besonnung verursachen mag, so steht fest, daß mit dem Erbleichen, das eine verminderte Lichtabsorption in den Chromatophoren zur Folge hat, die Gefahr zu starker Erwärmung eine Verringerung erfährt. Höchst bemerkenswert ist es nun, daß das Erbleichen, welches bei den Chlorophyceen in einem Hellerwerden mit Hervortreten des gelben Anteils des Chlorophyllfarbstoffs besteht, bei manchen Florideen zu einer völligen Änderung des Farbentons führt. So erscheinen nach Oltmanns (l. c. S. 119) gewisse Florideen, z. B. Gigartina Tedii, Chondrus crispus, infolge des Zurücktretens gewisser Farbstoffe, fast rein grün, wenn sie nahe an der Meeresoberfläche wachsen. Weitere Beispiele fand Svedelius[1]) auf den Korallenriffen von Ceylon. „Mehrere Florideen endlich sind grünlich. Das ist bisweilen der Fall bei Sarcodia ceylanica, Cryptonemia-Arten, ganz besonders aber bei einer Gracilaria-Art, die in hochgelegenen Vertiefungen stets rein grün war. Einige Florideen haben oft einen bleichgelblichen Farbenton, ohne deshalb abgestorben zu sein.“ Also auch hier ein gelegentliches, von Änderung der Färbung begleitetes Bleicherwerden, das, wie die Angabe für Gracilaria schließen läßt, dort auftritt, wo die Gefahr zu starker Erwärmung besonders nahe liegt. Daneben fehlt es auch hier nicht an dunkelgefärbten Algen, Sargassum, Turbinaria, auch an braunen Florideen, die aber, soweit aus dem Bericht von Svedelius zu ersehen ist, vom bewegteren Meereswasser umspült werden und mithin jener Gefahr in geringerem Grade ausgesetzt sind.

Weitgehende Unterschiede der Färbung, die bei verschieden starker Belichtung an den natürlichen Standorten sich einstellen, hat Sirodot[2]) bei Süsswasserflorideen der Gattung Batrachospermum

---

1) N. Svedelius, Über die Algenvegetation eines ceylonischen Korallenriffes mit besonderer Rücksicht auf ihre Periodizität. Botaniska Studier, herausgeg. von F. R. Kjellman, Upsala 1906, S. 200.

1) S. Sirodot, Les Batrachospermes, Paris 1884.

beobachtet. Mir selbst gelang es die Farbenumschläge in wenigen Tagen sich abspielen zu sehen an Exemplaren von B. moniliferum, die ich samt den Steinen, auf denen sie festsaßen, einem kalten Quellbache entnommen hatte. Wie schon erwähnt, verschwinden die dunkeln Batrachospermumrasen meist schon vor Sommerbeginn aus dem Bächlein. Durch die heiße Jahreszeit hindurch halten sie sich nur an tiefschattigen Stellen, namentlich dort, wo die starken, kühlen (11°) Quellen unmittelbar aus dem Kalkgebirge hervorsprudeln.

Von am 3. August eingesammelten Rasen von tiefbrauner Färbung (155)[1]) wurde ein Teil bei Lichtabschluß in einem Thermostat bei einer Temperatur von 27° untergebracht, ein anderer in einem mit Leitungswasser gespeisten Bächlein des botanischen Gartens der vollen Tagesbelichtung ausgesetzt. Die Wassertemperatur stieg hier bei Besonnung in der Mittagsstunde bis auf 15°. Die bei Beginn des Versuches braunen Zweige wurden heller und gingen nach wenigen Tagen durch verschiedene rotviolette Farbentöne schließlich ins Gelbgrüne (258 und zuletzt 256) über, so daß sie sich kaum mehr von helleren Cladophorarasen in ihrer Farbe unterschieden.

Die im Thermostat bei 27° untergebrachten Pflänzchen waren zum Teil schon nach 24 Stunden rot (18 und nach zwei weiteren Tagen 57) gefärbt, in welchem Zustande sie wieder in fließendes Leitungswasser von 12—13° versetzt wurden, ohne aber ihre ursprüngliche Farbe wieder anzunehmen, obschon sie noch längere Zeit am Leben blieben. Die im Freien, dem vollem Lichtgenuß bei sonnigem Wetter ausgesetzten Exemplare blieben gesund. Der Zellenbau war normal bis auf die grüne Färbung der Chromatophoren, die auch bei mikroskopischer Untersuchung kaum von den Chlorophyllkörnern von Chlorophyceen zu unterscheiden waren. Nachdem die Pflänzchen wieder in Quellwasser, an einer beschatteten Stelle, untergebracht worden waren, stellte sich allmählich die ursprüngliche Braunfärbung wieder ein.

Es giebt also neben den Algen, die bei andauernder Insolation durch Bleicherwerden, unter annähernder Beibehaltung des ursprüng-

1) Diese und die folgenden Nummern sind dem für die Bezeichnungen von Farben sehr zu empfehlenden Büchlein von C. Klincksieck und T. Valette: Code des Couleurs à l'usage des Naturalistes etc., Paris 1908, entnommen.

lichen Farbentons, sich der stärkeren Bestrahlung anpassen, solche, die ihre Färbung in ganz auffallender Weise zu ändern vermögen. Die Chromatophoren der untersuchten Süßwasserfloridee Batrachospermum zeigen unter diesen Umständen — nämlich bei starker Belichtung — eine Färbung, die annähernd komplementär ist zu derjenigen der in den tieferen Meeresschichten vorkommenden Florideen. Wie diese rot gefärbt sind im Interesse der Ausnutzung der allein reichlicher in die Tiefe gelangenden grünen und blauen Strahlen, verfärbt sich unser Batrachospermum in Grün, in Anpassung an die Bestrahlung durch das diffuse Tageslicht. Die übrigen Pigmente fallen weg oder treten doch sehr zurück im Dienste der Mäßigung der Wirkung einer zu grellen Bestrahlung und der dadurch bedingten gefährlichen Erwärmung.

In demselben Sinne dürften die mancherlei anderen Einrichtungen zu deuten sein, die von Berthold als Schutzeinrichtungen gegen intensive Belichtung gedeutet werden. Zunächst ist des vorübergehenden Blasserwerdens zu gedenken, das bei Besonnung durch Umlagerungen der Chromatophoren erzielt wird, die sich entweder von der Flächenstellung in die Profilstellung begeben oder sich zu kompakten Haufen zusammenballen (Systrophe), wo die oberen die unteren beschatten, was eine geringere Erwärmung der Gesamtheit zur Folge hat.

Weitere Einrichtungen von „Lichtschutz", die ebenfalls im Dienste der Temperierung stehen dürften, hat uns Berthold[1]) kennen gelehrt. Diese Funktion dürfte neben anderen Verrichtungen den Haarbildungen zukommen, die sich an manchen hell beleuchteten Algen entwickeln und pelz- oder wolkenartig den Thallus einhüllen; in ähnlichem Sinne kann das Irisieren hell beleuchteter Sprone verschiedener Meeresalgen gedeutet werden, das auf der Reflexion des weißen Lichtes oder nur bestimmter Strahlengruppen durch eigenartige, wie Vorhänge wirkende Reflektoren beruht.

---

1) G. Berthold, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Meeresalgen. Pringsheims Jahrb. 1882.

Ich hoffe in dem vorhergehenden gezeigt zu haben, daß die Bedenken, die der Engelmannschen Auffassung von den Ursachen der Algenverteilung in verschiedenen Meerestiefen entgegenstehen, hinfällig werden, wenn man, nicht wie es bisher geschehen, allein den Vorteil der Absorption in den verschiedenfarbigen Chromatophoren im Auge hat, sondern auch den aus einer zu starken Absorption erwachsenden Schaden. Durch die hier vertretene Auffassung wird auch die Rolle der Lichtintensität, die Berthold allein kannte, da Engelmanns Arbeiten noch nicht erschienen waren, und welche Oltmanns zu sehr in den Vordergrund stellt, in ihrer Bedeutung gewürdigt. Berücksichtigen wir ferner die bei der Betrachtung der grünen Pflanzen gewonnene Einsicht, wonach der Chlorophyllfarbstoff in erster Linie der Ausnutzung des diffusen Tageslichtes dient und sich den Gefahren der direkten Besonnung durch Nichtabsorption gewisser Strahlengruppen erwehrt, so werden manche Tatsachen der Verbreitung der Meeresalgen, die ganz besonders gegen die Engelmannsche Auffassung zu sprechen scheinen, besser als bisher mit ihr vereinbar.

So dürfte die von Oltmanns[1]) registrierte Tatsache, daß gewisse Florideen, die im Meerbusen von Neapel am weitesten in die Tiefe hinabsteigen, auch in der Nähe des Meeresspiegels in dunkelroten Exemplaren, aber hier allerdings nur an sehr schattigen Felshängen, in Grotten vorkommen, verständlich werden, wenn man bedenkt, daß an solchen Stellen die Oberfläche des Meeres nicht vom direkten Sonnenlichte, sondern nur vom diffusen Himmelslichte getroffen wird, das unter dem heiteren italienischen Himmel besonders reich an Strahlen der brechbareren Spektrumhälfte ist. Hier wird also schon bei geringerer Meerestiefe die zu den Algen gelangende Strahlung sich in ihrer Zusammensetzung dem Belichtungscharakter größerer Tiefen annähern, und es kann bei dieser Erwägung das Vorkommen der roten Algen in der Nähe des Meeresspiegels nicht als Argument gegen die Theorie der komplementären Anpassung angeführt werden.

Ich begnüge mich hier mit diesen Andeutungen, die, wie gesagt, nur der Klärung der Fragestellung dienen sollen. Aber schon aus

1) l. c. S. 197.

dem Mitgeteilten dürfte hervorgehen, daß es weder allein auf die Intensität, noch allein auf die Qualität der Strahlung ankommt. Beide Momente müssen berücksichtigt werden zur Erlangung des Verständnisses in diesen komplizierten Fragen, wo ja selbstverständlich neben den chemischen und thermischen Wirkungen der Sonnenstrahlung noch mancherlei andere Umstände von Bedeutung sein werden.

Besonders wichtig für die Förderung des Verständnisses der hier erörterten Fragen ist das Studium der Oscillarien geworden, deren merkwürdiges Verhalten eine neue unerwartete Stütze für die Engelmannsche Lehre von der komplementären chromatischen Adaption abgibt.

Nachdem Nadson[1]) gefunden hatte, daß gewisse Cyanophyceen- und Chlorophyceenarten, die in tiefem Wasser durch rote Individuen vertreten sind, in oberflächlichen Meeresschichten blaugrün oder grün auftreten, gelang es Gaidukow[2]) bei Oscillaria sancta und O. Caldariorum direkt experimentell, bei längerer Einwirkung von rotem Lichte die Entstehung grünlicher Färbung hervorzurufen. Bei gelbbraunem Lichte wurden die Fäden blaugrün, bei grünem Lichte rötlich, und bei blauem Lichte nahmen dieselben braungelbe Färbung an. Es verändert sich also die ursprüngliche Farbe und macht Platz einer solchen, die komplementär zu der des einwirkenden Lichtes ist. Während Gaidukow bei seinen früheren Versuchen im gewöhnlichen Tageslicht wochenlang auf die Farbenänderung warten mußte, konnte er sie, in konzentriertem elektrischen Lichte, schon nach 10 Stunden eintreten sehen[3]). Die Schnelligkeit des Prozesses der komplementären chromatischen Adaptation zeigt, daß es sich hier um die direkte Farbenänderung der alten Zellen handelt und nicht um die Erzeugung von neuen Zellen mit andersgefärbten Chromophyllen.

---

1) Nadson, Die perforierenden (kalkbohrenden) Algen und ihre Bedeutung in der Natur. Scripta botanica Horti Univers. Petropolitanae 1900.

2) N. Gaidukow, Über den Einfluß farbigen Lichts auf die Färbung lebender Oscillarien. Anhang zu den Abhandlungen der Königl. preuß. Akademie 1902. Derselbe, Die Farbe der Algen und des Wassers. Hedwigia, Bd. XLIII.

3) N. Gaidukow, Die komplementäre chromatische Adaptation bei Porphyra und Phormidium. Berichte der Deutsch. bot. Gesellschaft 1906, Heft I.

Die merkwürdige, wie es scheint, in höherem Grade als bei allen andern Algen ausgebildete Fähigkeit dieser Oscillarien, sich durch Änderung der Farbe der Chromatophoren der jeweilig auf sie einwirkenden Beleuchtung anzupassen, dürfte wohl in Zusammenhang stehen mit ihrer mehr oder weniger saprophytischen Lebensweise. Finden sie sich doch besonders an Örtlichkeiten, wo faulende organische Substanzen das Wasser trüben und in verschiedener Weise färben, an der Oberfläche oder selbst im Innern von Schlamm. Den Widerstreit zwischen Lichtbedürfnis und dem Bedarf nach den organischen Bestandteilen des Substrats lösen sie durch Anpassung ihres Chromophylls an die wechselnde Qualität des ihnen zustrahlenden Lichtes.

Bei den ebenfalls beweglichen Konjugaten, die aber nicht wie die Oscillarien hemisaprophytisch sind, finden wir dagegen bloß die Schwankungen des Farbentons zwischen gelblich grün und rein grün, die auch bei den übrigen grünen Gewächsen in die Erscheinung treten.

IX.

Das Nichtergrünen etiolierter Pflanzenteile.

Zur Biologie des Etiolements.

Die unter dem Namen Etiolement bekannten Abweichungen von der normalen Ausbildung, die sich bei Lichtabschluß einstellen, treten bekanntlich nur bei solchen Organen oder deren Trägern auf, deren Verrichtungen an die Gegenwart des Lichtes gebunden sind. Das Etiolement äußert sich nach zwei verschiedenen Seiten, in Veränderungen der Farbe und solchen der äußeren und inneren Gestaltung.

Das Ergrünen der Blätter und Stengel unterbleibt, die Blätter sind mehr oder weniger intensiv gelb gefärbt, die Stengel und Blattstiele meist völlig farblos. Außerdem unterliegt die ganze Gestalt der Pflanze einer tief greifenden Umänderung. Bei manchen Gewächsen, den meisten Dikotylen, verlängern sich die Internodien weit über das gewöhnliche Maß, während die Blätter klein bleiben, sich nicht ausbreiten, sondern mehr oder weniger im Knospenzustand verharren. Bei Monokotylen z. B. Gräsern, Krokus, Hyazinthen, aber auch manchen Dikotylen mit ähnlichen Wuchsverhältnissen, bleiben dagegen die Internodien kurz und es verlängern sich dafür die gleichzeitig schmäler bleibenden Blätter. Stets bleibt dabei die innere Struktur der Stengel und Blätter auf einer niederen Stufe der Differenzierung stehen. Die beiderlei Abweichungen von der normalen, bei genügendem Lichtgenuß sich vollziehenden Ausbildung treten bei den höchst stehenden Pflanzen, den angiospermen Phanerogamen, immer vereint auf; bei manchen niedriger stehenden Gewächsen kann sich die Folge des Lichtabschlusses auf die eigenartigen

Wachstumsdifferenzen beschränken, indem das Ergrünen, allerdings meist in geschwächtem Grade, auch im Dunkeln vor sich geht.

Während man sich früher damit begnügte, die Etiolierungserscheinungen als krankhaften Zustand zu betrachten und als solchen zu begreifen suchte, hat zuerst Godlewski[1]) in lichtvoller Weise dargetan, daß die Formänderungen, „welchen wir bei den im Dunkeln wachsenden Pflanzen begegnen, keineswegs als etwas zufälliges, etwas von vornherein krankhaftes angesehen werden dürfen. Im Gegenteil, diese Abweichungen von den gewöhnlichen Gestalten müssen als sehr vollkommene und sehr zweckmäßige Anpassungen an die gewöhnlichen Entwicklungsbedingungen der Pflanzen betrachtet werden." Die Eigentümlichkeiten der etiolierten Gewächse „streben dahin, eine möglichst große Ersparnis an Reservestoffen zu erzielen und der Pflanze möglichst schnell die Bedingungen einer selbständigen Ernährung zu schaffen". Dieser biologischen Deutung des Etiolements sind später Francis Darwin[2]) und andere[3]) beigetreten und es wird wohl von keiner Seite mehr bezweifelt werden, daß die in der Dunkelheit oder bei unzureichender Belichtung sich einstellende Überverlängerung bestimmter Organe den Sinn habe, den Pflanzenteilen, welche zur Ausübung ihrer Verrichtungen ans Licht gelangen müssen, dies zu ermöglichen. Da die unter solchen Umständen stark sich verlängernden Organe zugleich negativ geotrophisch reagieren, so werden sie aus dem Schoß der Erde durch die kombinierten Wirkungen von Etiolement und negativem Geotropismus dem Lichte zugeführt.

Sowohl Godlewski als auch die anderen Forscher, welche nach ihm der Etiolierungsfrage näher getreten sind, haben sich darauf beschränkt die Gestaltungs- und Wachstumsverhältnisse etiolierter Pflanzenteile biologisch zu deuten; die andere Seite des Problems,

---

1) Emil Godlewski, Über die biologische Bedeutung der Etiolierungserscheinungen. Biologisches Zentralblatt 1889, Bd. IX.

2) Fr. Darwin, Etiolation as a Phenomen of Adaptation. Journal of the horticultural Society 1896, Vol. XIX.

3) Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie. 2. Aufl., 1901, Bd. II, S. 99. W. Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie 1904, S. 373; insbesondere auch Jean Massart, Comment les plantes vivaces sortent de terre au printemps. Bulletin du jardin botanique de l'état à Bruxelles 1903, Vol. I, fsc. 4, p. 31.

das Ausbleiben der Chlorophyllbildung bei Lichtmangel, hat, abgesehen von einigen Bemerkungen von Karl Kraus, meines Wissens bisher noch keine biologische Deutung erfahren. Es dürfte sich daher der Versuch lohnen, auch diesen Gegenstand der biologischen Betrachtungsweise zu unterziehen, nämlich die Frage zu prüfen, ob nicht auch die Unterdrückung des Ergrünens vielleicht als eine nützliche, für die Erhaltung der Pflanze wichtige Erscheinung betrachtet werden kann.

Das Ausbleiben der Chlorophyllbildung in Pflanzenteilen, die sich bei Lichtabschluß entwickeln, ist, wie schon erwähnt, kein allgemeines für sämtliche, chlorophyllführende Gewächse geltendes Gesetz, sondern eine mancherlei Ausnahmen zulassende Regel. Wenn aber die Entstehung des Chlorophyllfarbstoffs nicht bei allen Pflanzen notwendig an die Einwirkung des Lichtes gebunden ist, so wird man sich fragen müssen, womit es zusammenhängen mag, daß die einen Gewächse diesen wichtigen Prozeß nur bei Belichtung vollziehen, die anderen dagegen hierbei unabhängig vom Lichte vorgehen. Selbstredend wird nur ein fortgeschrittenes Studium der beim Ergrünen sich abspielenden chemischen Vorgänge einen Einblick in die physiologischen Ursachen dieser Verschiedenheit verschaffen können. Ein den Biologen befriedigendes Verständnis dieser Frage vermag aber vielleicht jetzt schon die vergleichende Betrachtungsweise anzubahnen.

Pflanzen, die auch bei Lichtabschluß zu ergrünen vermögen, allerdings meist ohne den bei ausreichender Belichtung sich einstellenden Sättigungsgrad der grünen Färbung zu erreichen, begegnen wir unter den Algen, Bryophyten, Pteridophyten und Gymnospermen, während bis jetzt mit völliger Sicherheit noch keine Angiospermen bekannt geworden sind, bei welchen die Chlorophyllbildung nicht an die Einwirkung von Licht gebunden wäre. Die gegenteiligen Angaben von Lopriore[1]) und Ernst[2]) über das partielle Ergrünen von Dikotylenembryonen (z. B. Eriobotrya japonica), das bei völligem Lichtabschluß,

1) G. Lopriore, Über Chlorophyllbildung bei partiärem Lichtabschluß. Berichte der deutschen bot. Gesellsch. 1904, Bd. XXII.

2) A. Ernst, Das Ergrünen der Samen von Eriobotrya japonica. Beihefte zum bot. Zentralbl. 1906, Bd. XIX.

der durch das Fruchtfleisch und die Samenteile hergestellt werden soll, sind nicht beweiskräftig, da man eine genauere Prüfung der die Embryonen umschließenden Gewebe auf ihre Durchlässigkeit für das Licht vermißt und der bloße Augenschein hier sehr trügerisch sein kann.

Flahault[1]) konnte denn auch zeigen, daß die unter gewöhnlichen Umständen chlorophyllführenden Embryonen von Acer, Astragalus, Viola tricolor, Citrus, Viscum, Pistacia, Evonymus japonicus nicht ergrünen, wenn dafür gesorgt ist, daß die Samen im Dunkeln zur Ausbildung gelangen. Auch hier hatte man von Ergrünen bei Lichtausschluß gesprochen, ohne die bedeckenden Hüllen auf ihre Durchlässigkeit für die Sonnenstrahlen zu prüfen.

Das angebliche Auftreten von Chlorophyll in Baumrinden, die von dicken, scheinbar für das Licht undurchlässigen Korkschichten oder von Borke umgeben sind, hält gleichfalls der Prüfung nicht Stand. Auch hier hat man es unterlassen die Prüfung der Hüllen, welche das ergrünte Rindenparenchym bedecken, auf ihre Durchlässigkeit für die Sonnenstrahlen vorzunehmen. Die Untersuchung bloßliegender Baumwurzeln (z. B. von Fagus, Frangula alnus) ergab mir Grünfärbung des Rindenparenchyms, während an den benachbarten, von Erde bedeckten Teilen derselben Wurzeln jede Spur von Chlorophyll fehlte.

Zur Zeit ist also noch keine sicher gestellte Ausnahme von der Regel bekannt, nach welcher bei Angiospermen das Ergrünen an die Wirkung des Lichtes gebunden ist.

Pfeffer[2]) neigt zur Annahme, daß auch in dieser Pflanzengruppe die Entstehung des Chlorophylls im Dunkeln angestrebt wird, aber durch die mit dem Lichtabschluß sich einstellenden pathologischen Verhältnisse verhindert wird. Für diese Deutung spricht nach ihm die Tatsache des Abblassens und Entfärbens, welches bei manchen Gewächsen nach Entziehung des Lichtes sich schon nach wenigen Tagen bemerkbar macht. Nach einer anderen, der Prüfung werten Hypothese könnte

1) Flahault, Nouvelles observations sur les modifications des végétaux suivant les conditions physiques du milieu. Annales des sciences naturelles, Tome XIX, 6. Serie.

2) W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Bd. I, S. 319.

vielleicht das Ausbleiben des Ergrünens bei Lichtabschluß als eine Hemmungserscheinung betrachtet werden. Ist diese Vermutung richtig so muß es gelingen durch Beseitigung der hemmenden Faktoren, auch bei Angiospermen, die Chlorophyllbildung bei Lichtabwesenheit zu veranlassen. Es fehlt in der Literatur nicht an Angaben, nach welchen dies tatsächlich gelungen sein soll. So will Karl Kraus[1]), der bereits auf die ökonomische Bedeutung des Nichtergrünens von Dunkelkeimlingen hingewiesen hat, verschiedene Angiospermen (Mais, Gerste, Weizen) veranlaßt haben, bei Lichtabschluß zur Chlorophyllbildung zu schreiten, indem er sie der Einwirkung von Metylalkoholdämpfen aussetzte, welche das Längenwachstum erschweren. Diese Angaben haben jedoch, gleichwie die von Westdrumb und Spechow[2]) über das Ergrünen völlig etiolierter Pflanzen, die von elektrischen Strömen durchströmt worden sind, bisher keine Bestätigung gefunden, während es umgekehrt gelungen ist, durch Erniedrigung der Temperatur (Sachs) verminderte Partiärpressung des Sauerstoffs (Correns), Anhäufung von Kohlensäure (Böhm), das Ergrünen zu verhindern[3]).

Nach dem jetzigen Stand unserer Kenntnisse ist also bei den Angiospermen das Ergrünen streng an Belichtung gebunden, während in den übrigen Abteilungen des Pflanzenreiches zahlreiche abweichende Fälle bekannt sind. Wir wollen nun von der Hypothese ausgehen, das Ausbleiben der Chlorophyllbildung bei Lichtabschluß sei als eine nützliche Eigenschaft zu betrachten, insofern die für seine Ausbildung erforderlichen Baustoffe, bei andauernder Verdunkelung, eine andere unter den obwaltenden Umständen wichtigere Verwendung finden oder aber in Reserve gehalten werden bis zu dem Zeitpunkt, wo unter gewöhnlichen Verhältnissen, nach dem Durchbrechen der Erde, das Assimilationsorgan mit dem Ergrünen zugleich der für die Assi-

1) K. Kraus, Pflanzenphysiologische Untersuchungen. VI. Wachstum und Chlorophyllbildung. Flora 1875, S. 349.

2) Westdrumb u. Spechow, Bericht über die Verhandlungen der bot. Sektion der dritten russischen Naturforscherversammlung, Kiew 1871.

3) Zitiert nach Pfeffer, Pflanzenphysiologie.

milation unerläßlichen Sonnenstrahlung teilhaftig wird. Aus einer vergleichenden Betrachtung der verschiedenen Fälle muß sich ergeben, in wie weit die aufgestellte Hypothese berechtigt ist oder nicht.

Gymnospermen.

Abweichend von der jüngsten Gruppe des Pflanzenreichs, den Angiospermen, verhält sich die viel ältere Gruppe der Gymnospermen, innerhalb welcher einzelne Unterabteilungen sich in bezug auf das Ergrünen wie die Angiospermen verhalten, während bei anderen, auch in voller Finsternis, wenigstens die Kotyledonen der Keimlinge ergrünen, was um so auffallender ist, als bei denselben Arten, wie Frank[1]) gefunden hat, an im Finstern ausgetriebenen Knospen älterer Pflanzen die Chlorophyllbildung gleich wie bei den Angiospermen unterbleibt.

Nachdem Sachs zuerst für Pinus festgestellt hatte, daß die Kotyledonen auch bei Lichtabschluß ergrünen, ist dieser Gegenstand durch Böhm, Wiesner und andere Forscher weiter untersucht worden. Eine Zusammenstellung des bisherigen Beobachtungsmaterials, nebst zahlreichen eigenen Untersuchungen, verdanken wir A. Burgerstein[2]).

Bei etwa 80 Arten wurden im Dunkeln, bei günstiger Temperatur (15—25° C), die Keimblätter deutlich grün. Inbesondere bei Pflanzen aus der Familie der Cupressineen, waren sie dunkelsattgrün, hingegen bildeten die beiden untersuchten Larixarten (L. europaea Dc, L. leptolepis Gord.) gelbgrüne oder auch nur grünlichgelbe Kotyledonen aus. Die Hypokotyle waren, mit Ausnahme von Larix, bei allen Arten im obersten Teile unzweifelhaft grün, wenn auch in geringerem Grade als die Keimblätter.

Die winterkahlen Lärchen nehmen also durch die relativ schwächere Ausbildung des Chlorophylls bei Dunkelkeimlingen schon einigermaßen

---

1) A. B. Frank, Die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzenteilen. Leipzig 1870, S. 27.

2) A. Burgerstein, Über das Verhalten der Gymnospermenkeimlinge im Lichte und im Dunkeln. Berichte der Deutschen bot. Gesellschaft 1900, S. 168—184.

eine Sonderstellung ein. In noch höherem Grade ist dies der Fall bei Ginkgo biloba, für welche Molisch[1]) festgestellt hat, daß die Keimlinge in vollständiger Finsternis, auch bei sehr günstiger Keimungstemperatur, gar kein Chlorophyll bilden. Da diese beiden Gattungen, deren Keimlinge in bezug auf Chlorophyllbildung so haushälterisch verfahren, zu den im Herbst sich entlaubenden Bäumen gehören, während die auch bei Lichtabschluß lebhafter ergrünenden Koniferen, so weit bekannt, wintergrün sind, so könnte man vielleicht zur Annahme eines Zusammenhanges zwischen den beiderlei Erscheinungen neigen. Diese Vermutung hat sich jedoch nicht bestätigt. Aus den Samen von dem gleichfalls winterkahlen Taxodium distichum, die einen farblosen Embryo beherbergen, erhielt ich, bei völligem Lichtabschluß und einer Temperatur von 20—25° Keimlinge, deren Kotyledonen und Hypokotyle lebhaft grüne Färbung zeigten. Es ist also Ginkgo die einzige Pflanze aus der Ordnung der Koniferen, wenigstens in dem Sinne wie diese vor den neueren Entdeckungen abgegrenzt wurde, deren Keimlinge bei Lichtabschluß wie diejenigen der Angiospermen chlorophyllfrei sind. Ein ähnliches Verhalten wie dieser Baum, der auf Grund des eigenartigen Verhaltens der sexuellen Generation, der von den Koniferen abweichenden Befruchtungsweise, von dieser Ordnung ausgeschlossen und zum Vertreter einer besonderen Ordnung, der Ginkgoinen erhoben worden ist, zeigen die Cycadeen aus den Gattungen Cycas und Zamia, die nach Burgerstein bei Abschluß des Lichtes gleichfalls chlorophyllfrei bleiben. Von der Gnetaceengattung Ephedra berichtet derselbe Verfasser, daß die Dunkelkeimlinge von Ephedra altissima und E. campylopoda zwei lange, lineare Kotyledonen über die Erde hervortreten lassen, welche bei Lichtabschluß nahezu ebenso stark wie im Lichte ergrünen. Im Gegensatze hierzu fand ich an Dunkelkeimlingen von Welwitschia mirabilis die an dem stark sich verlängernden Hypokotyl emporgehobenen beiden Keimblätter rein gelb, ohne erkennbare Beimischung von Grün.

---

1) H. Molisch, Notiz über das Verhalten von Ginkgo biloba im Finstern. Österreich. bot. Zeitschrift 1889, Nr. 3.

Soweit heute bekannt ist, verhalten sich also die Gymnospermengattungen Ginkgo, Welwitschia und Cycas wie die Angiospermen, während bei sämtlichen Koniferen, ferner bei Ephedra unter den Gnetaceen, auch bei Lichtabwesenheit ein, im Vergleich zu den Lichtkeimlingen allerdings schwächeres Ergrünen eintritt.

Man könnte geneigt sein, dieses unterschiedliche Verhalten gering einzuschätzen. Immerhin wäre zu erwägen, ob das physiologische Merkmal des Nichtergrünens bei Lichtabwesenheit, das bei allen Angiospermen und unter den Gymnospermen bei den Cycadeen und Welwitschia gefunden wird, nicht vielleicht für die Phylogenie von Bedeutung sein könnte.

Eine andere Frage verdient, falls man sich nicht einfach mit der Registrierung von Tatsachen begnügen will, nähere Erörterung. Wie mag es zu verstehen sein, daß bei den Koniferen das Ergrünen der Kotyledonen, wenn auch in verschieden starkem Grade, im Dunkeln vor sich geht, während andererseits an verdunkelten Trieben älterer Pflanzen die Chlorophyllbildung unterbleibt? Die Fähigkeit mit der Chlorophyllbildung zurückzuhalten, die nach unserer Hypothese ein Sparen mit wertvollen Baustoffen bedeutet, ist ja bei den Pflanzen dieser Ordnung ganz allgemein vorhanden. Wie kommt es aber, daß sie gerade bei den Keimlingen fehlt, von denen man gerade annehmen sollte, daß sie besonders sparsam verfahren müßten? Könnte das eigenartige Verhalten der Keimlinge nicht als ein konservativer Zug angesehen werden, den sie von im Dunkeln ergrünenden heterosporen Pteridophyten überkommen haben, und der erst bei der adulten Pflanze verloren geht?

Die Dunkelkeimlinge der meisten Koniferen unterscheiden sich von denjenigen der Angiospermen, abgesehen von dem Ergrünen, durch die meist schwächere Überverlängerung derjenigen Teile, denen bei den Angiospermen die Aufgabe zugeteilt ist, die Blätter ans Licht zu bringen. Während z. B. bei Dikotylen bald das Hypokotyl, bald das Epikotyl oder auch die auf letzteres folgenden Stengelinternodien bei Lichtabschluß oft ein vielfaches der bei Lichtzutritt erreichten Länge

messen, geht den Koniferenkeimlingen diese Fähigkeit zwar keineswegs gänzlich ab, tritt aber im Vergleich zu jenen sehr zurück, wie dies aus Angaben von Burgerstein (l. c. S. 173) über die Längenunterschiede der verschiedenen Teile der im Lichte oder im Dunkeln erwachsenen Keimlinge hervorgeht.

Nach Burgerstein haben die Dunkelkeimlinge der Koniferen kürzere Wurzeln, längere und zugleich dickere hypokotyle Stengelglieder, sowie kürzere Kotyledonen als die Lichtkeimlinge. Aus der Tabelle, auf welcher die Länge der Hypokotyle bei Dunkel- und Lichtkeimlingen für 30 Arten angegeben wird, ergeben sich relativ geringe Längenunterschiede zugunsten der ersteren. In keinem Fall erreichten sie die doppelte Länge und im Mittel nicht einmal ein Drittel der auch im Dunkeln im Durchschnitt ziemlich kurz bleibenden Hypokotyle. Bei einer Art Thuja gigantea, standen sogar die Hypokotyle der Dunkelkeimlinge gegenüber denjenigen der Lichtkeimlinge an Länge zurück.

Vergleicht man diese Zahlen mit dem, was bei den Angiospermen Regel ist, wo nämlich die entsprechenden Teile der Keimlinge im Dunkeln oft die mehrfache Länge als bei starker Belichtung erreichen und, unter Mitwirkung des negativen Geotropismus, durch ihre Überverlängerung die Assimilationsorgane an das Tageslicht bringen, auch wenn die Keimung ziemlich tief unter der Erdoberfläche vor sich geht, so wird man zugeben müssen, daß für die Koniferen sich die Verhältnisse weit schwieriger gestalten. Es wird ein Koniferenkeimling, falls der Samen etwas tiefer in der Erde vergraben worden ist, viel leichter unter der Erde stecken bleiben und dem Untergang verfallen als ein im übrigen gleich ausgestatteter Angiospermenkeimling. Zurückhalten mit der Chlorophyllbildung würde daher für ihn auch nicht denselben Wert haben, wie bei jenem. Zugunsten dieser Auffassung spricht das Verhalten von Ginkgo biloba, dessen Keimlinge im Dunkeln vollständig etiolieren. Wie Burgerstein (l. c. S. 176) hervorhebt, sind die Unterschiede zwischen den im Licht und den im Dunkeln erzogenen Pflanzen mit den so überverlängerten, wachsgelben Stengeln und den winzigen Blättern hier so auffallend, wie bei keiner anderen Konifere. Die Kotyledonen bleiben

bei dieser Pflanze unter der Erde stecken; was bei der Keimung über den Boden hervortritt, ist der aus der Plumula hervorgegangene beblätterte Stengel, der bei Lichtabschluß weit über die doppelte Länge der am Licht gewachsenen Exemplare erreicht. Ein solcher Dunkelkeimling maß, nach Burgerstein, $3^1/_2$ Monate nach der Aussaat, 440 mm. Ginkgo biloba schließt sich also durch das geschilderte Verhalten den etiolierten Keimlingen der Mehrzahl der Dikotylen an. Bei Welwitschia übertreffen gleichfalls die im Dunkeln gewachsenen völlig farblosen Hypokotyle an Länge (etwa 2 gegen 4 cm) diejenigen der Lichtkeimlinge. In beiden Fällen gehen, wie dies bei den Angiospermem Regel ist, starke Verlängerung der Träger der Assimilationsorgane und in letzteren Hemmung der Chlorophyllbildung Hand in Hand.

Pteridophyten.

Die älteren durch eigene Beobachtungen vermehrten Angaben über das Ergrünen der Filicinen bei Lichtabschluß findet man in einer Abhandlung von Karolina Bittner[1]) zusammengestellt: Während bei den Koniferen, im Gegensatz zu den farblos bleibenden Knospentrieben, allein die Keimlinge bei Lichtabschluß ergrünen, vermögen dies bei den Farnen auch die Blätter und Rhizome. Doch sind bei den einzelnen Spezies graduelle Unterschiede im Chlorophyllgehalt wahrnehmbar. Bei manchen Arten werden Blattstiel und Lamina der Wedel im Dunkeln ebenso grün wie bei Belichtung. Bei anderen bleibt der Stiel, so weit er nicht an die Lamina grenzt, absolut chlorophyllfrei, nur die Spreite färbt sich mehr oder weniger grün. Andere wieder zeigen ein intermediäres Verhalten. Fassen wir bloß die beiden Extreme ins Auge, so muß es auffallen, daß zu der Gruppe, deren Vertreter mit der Chlorophyllbildung am zurückhaltendsten verfahren, solche Arten gehören, deren Rhizom tief unter der Erde verborgen ist. Am deutlichsten und schönsten ist, nach

1) Karolina Bittner, Über Chlorophyllbildung im Finstern bei Kryptogamen. Österreich. bot. Zeitschrift 1905.

K. Bittner, die verminderte Chlorophyllbildung bei Pteris aquilina, dem Adlerfarn, zu beobachten. Die schon im Herbst vorgebildeten, oft einige Dezimenter unter der Erde befindlichen Wedel lassen keine Spur von Chlorophyll erkennen. Treiben sie im Dunkeln aus, so sind sie schneeweiß und erst spät, oft nach Wochen, Monaten, wird die lichtgrüne Farbe der Fiederchen sichtbar. Bei dieser Spezies erfolgt das Ergrünen wahrscheinlich erst nach dem Austreiben, wobei der Stiel aber völlig weiß bleibt, während er am Licht eine intensiv grüne Färbung annimmt.

Die stärkste Zurückhaltung in der Chlorophyllbildung findet sich also bei derjenigen unserer einheimischen Farnarten, deren Blattwedel am tiefsten, an dem völlig chlorophyllfreien, niemals ans Licht gelangenden Rhizom angelegt werden. Wie die Rhizome von Pteris verhalten sich übrigens auch die tief in der Erde hinkriechenden Achsen von Aspidium thelipteris, deren Wedel allerdings auch unter der Erde ziemlich stark ergrünen, wie auch jene von Onoclea sensiblis, während andererseits die ebenfalls der Lichtwirkung entzogenen Ausläufer von Struthiopteris germanica, deren Ende sich zum Stamme aufrichtet, auf dem Querschnitt gleichmäßig hellgrünes Parenchym führen.

In bemerkenswertem Gegensatz zu den im Dunkeln mehr oder weniger stark ergrünungsfähigen Sporophyten stehen die aus den Sporen sich entwickelnden Prothallien der Farne. Die bei Lichtabschluß gebildeten Keimschläuche sind zwar grün, aber wie Laage[1]) gezeigt hat, ist hier Chlorophyll schon in den Sporen vorhanden, in deren Extrakt es sich auf spektroskopischem Wege nachweisen läßt. Bei der Keimung tritt es aus der Spore in den Keimschlauch. Eine Neubildung sah Laage, mit Ausnahme eines zweifelhaften Falles, bei Weiterkultivierung im Dunkeln nicht eintreten.

Von Wasserfarnen zeigen die im Dunkeln gebildeten Blätter von Marsilia quadrifolia einen ganz chlorophyllfreien Stiel mit kräftig ergrünten Blättern, während Pilularia globulifera bei langdauerndem Lichtabschluß vielleicht gar nicht mehr ergrünt. Die

1) Alfr. Laage, Bedingungen der Keimung von Farn- und Moossporen. Diss., Halle 1906, S. 16.

linealen Blättchen sind nur an den äußersten Spitzen grün, die letzten erscheinen aber ganz weiß.

Bei Lycopodien sind die unterirdisch, holosaprophytisch sich ernährenden Prothallien chlorophyllfrei. Wachsen sie (z. B. Lycopodium Selago, L. complanatum) an der Oberfläche, oder werden unterirdisch gewachsene Exemplare dem Lichte ausgesetzt, so ergrünen sie nach Bruchmann[1]). Ähnliches gilt nach demselben Forscher, wie schon früher Mettenius gefunden hatte, für die gleichfalls unterirdischen Prothallien von Ophioglossum vulgatum und O. pedunculosum. Abweichend von den bei Lichtabschluß farblos bleibenden Prothallien verhalten sich bei O. vulgatum die Blätter des Sporophyten, dessen Spreiten ich bei Dunkelkultur ziemlich stark ergrünen sah.

Von den Sporophyten der Lycopodien war bis jetzt bloß das Verhalten zweier Arten mit kriechendem Rhizom bekannt, nämlich von Lycopodium clavatum und L. alopecuroides, deren dunkel kultivierte Sprosse gelbweiß sind, ohne eine Spur von Chlorophyll zu zeigen. Ich kann die Angabe für L. clavatum bestätigen und fand dasselbe bei zwei weiteren Arten mit langen, horizontal kriechenden Achsen: L. annotinum und L. complanatum. Abweichend hiervon scheint sich L. Selago zu verhalten. An dunkel gehaltenen Exemplaren, deren Triebe sich allerdings nur schwach verlängerten, stachen auch die jüngsten Blätter durch ihre grüne Färbung von der gelblichweißen der anderen Arten ab. Es liegt nahe dieses abweichende Verhalten in Verbindung zu bringen mit dem verschiedenen Wuchs der Sprosse, die hier alle aufrecht und deshalb weniger der Gefahr ausgesetzt sind, nicht ans Licht gelangen zu können.

Bei heterosporen Lycopodinen, von denen ich Selaginella helvetica, S. spinulosa und Isoetes lacustris untersucht habe, tritt bei Lichtabschluß ein deutliches Ergrünen der Blätter ein. Bei Isoetes fand ich den oberen Teil der stark verlängerten, unterwärts farblosen Blätter deutlich grün. An den verlängerten farblosen Achsen der Selaginella helvetica waren, in Übereinstimmung mit den

1) Bruchmann, Über die Prothallien und die Keimpflanzen mehrerer europäischer Lycopodien. Gotha 1898.

Angaben von K. Bittner für S. Willdenowii, bei im Hochsommer mit kräftigen Pflänzchen vorgenommenen Versuchen die winzigen Blättchen der Sproßspitzen sichtlich grün, um allerdings später weißgelblich zu werden. Im August in den Alpen gesammelte S. spinulosa entfaltete bei Dunkelkultur neben gedrungener bleibenden grünen Trieben auch solche, die sich stark verlängerten und deren Blättchen höchstens einen schwachen Anflug von Grünfärbung zeigten. Bei beiden Selaginellen war also die Chlorophyllbildung nur eine minimale im Vergleich zu dem starken Ergrünen, welches an den Stengeln und Blättern der unter denselben Bedingungen wachsenden Laubmoose zu beobachten war.

Da bei den Equiseten die Chlorophyllbildung, auch am vollen Tageslicht, in den fertilen Sprossen von Equisetum arvense und E. Telmateja unterdrückt werden kann, und die unterirdischen Rhizome chlorophyllfrei sind, so war vorauszusehen, daß auch solche Sprosse, die bei Lichtgenuß normaliter ergrünen, dies im Dunkeln unterlassen werden. So fand denn auch K. Bittner, in Bestätigung einer Angabe von Schimper, die im Dunkeln neuerstandenen Sprosse verschiedener Arten völlig chlorophyllfrei. Auch hier sind es wieder Gewächse mit kriechendem Rhizom, deren unterirdische Teile oft recht tief liegen, welche bei Lichtabschluß das Ergrünen vollständig unterlassen.

Bryophyten.

Bei den Moosen, deren Etiolierungserscheinungen in neuerer Zeit, auch mit Rücksicht auf die biologischen Verhältnisse, besonders durch Némec[1]) studiert worden sind, tritt bei Lichtabschluß das Ergrünen bei den verschiedenen Formen in wechselndem Grade ein. Bei den einen (Fegatella conica) soll nach K. Bittner eine Abnahme im Chlorophyllgehalt nicht wahrzunehmen sein; in anderen Fällen zeigen die im Dunkeln ausgebildeten Triebe nur einen schwach grünlichen

1) B. Némec, Die Symmetrieverhältnisse und Wachstumsrichtungen einiger Laubmoose. Pringsheims Jahrbücher, Bd. XLIII. Derselbe, Die Wachstumseinrichtungen einiger Lebermoose. Flora 1906, Bd. XCVI.

Schimmer (z. B. Bryum roseum nach eigenen Untersuchungen), ohne daß es gelänge, hier nähere Beziehungen zwischen dem Grad des Ergrünens und den Wuchsverhältnissen zu erkennen.

Algen.

Die Eigenschaft mancher Algen bei Lichtabschluß zu ergrünen ist durch die von verschiedenen Forschern (vgl. Oltmanns l. c., Bd. II, S. 155) angestellten Kulturen in Nährlösungen mit Zusatz organischer Verbindungen nachgewiesen worden. Die vorliegenden Angaben beziehen sich alle auf niedere, einzellige Algen; für einigermaßen höher differenzierte Formen fehlen zurzeit gleichsinnige Versuchsergebnisse. Zutreffendenfalls würden sie für die biologische Betrachtungsweise bedeutungslos sein, da letztere nur auf die unter normalen Vegetationsbedingungen, wie sie unter natürlichen Verhältnissen auf den Organismus einwirken, Rücksicht nehmen darf.

Im Jahre 1885 hat Schimper[1]) den Satz als sehr wahrscheinlich aufgestellt, daß die grünen Algen zur Chlorophyllbildung des Lichtes nicht bedürfen. Von eigenen Untersuchungen führt er folgende an. „Monate lang bei vollständigem Lichtabschluß kultivierte Chara- und Nitellaarten lieferten äußerst lange, mit winzigen Blättern versehene Sprosse, die in ihrer Gestalt in hohem Grade das Aussehen etiolierter Pflanzen besaßen, aber mindestens ebenso intensiv grün gefärbt waren, wie am Lichte gewachsene Individuen."

Eigene Versuche, die ich zunächst mit eingewurzelter Chara fragilis angestellt habe, ergaben ein abweichendes Resultat, insofern die Blättchen der neugewachsenen etiolierten Triebe zwar grün waren, die sehr stark verlängerten Internodien sich dagegen völlig farblos erwiesen[2]). Da als Versuchsmaterial grüne Sprosse mit vielleicht ebenfalls schon ergrünten Seitenknöspchen Verwendung gefunden hatten und es sich bei Schimpers Beobachtungen wohl um

1) A. F. W. Schimper, Untersuchungen über Chlorophyllkörper und die ihnen homologen Gebilde. Pringsheims Jahrbücher, Bd. XVI, S. 159.

2) Vgl. auch J. Richter, Über die Reaktionen der Characeen auf äußere Einflüsse. Flora 1894, S. 411.

ähnlich beschaffene Objekte gehandelt haben mag, so sind die mit derartigem Material gewonnenen Ergebnisse keineswegs einwandsfrei, obwohl sie schon einen großen Unterschied im Chlorophyllgehalt zwischen belichteten und unbelichteten Pflanzen erkennen lassen. Eine sichere Entscheidung wird sich nur erzielen lassen durch Beobachtung der im Dunkeln vor sich gehenden Sporenkeimung oder des Auswachsens chlorophyllfreier „Wurzelknöllchen" oder Bulbillen.

Die aus den reservestoffreichen „Wurzelknöllchen" von Chara aspera sich entwickelnden Sproßanlagen stellen sich nach Giesenhagen[1]) in allen Fällen nach Form und Entwicklungsgang als etwas von Sporenvorkeimen abweichende Zweigvorkeime dar. Nach brieflichen Mitteilungen des Herrn Kollegen Giesenhagen, der die Freundlichkeit hatte mich mit frisch gesammeltem Material zu versorgen, verlängern sich bei Lichtabschluß die farblosen unteren Internodien beinahe endlos und heben so die gelbgrünen Endknöspchen empor. Da bei den Giesenhagenschen Beobachtungen, die andere Ziele verfolgten, der Lichtabschluß kein sehr sorgfältiger gewesen war, so wiederholte ich die Versuche bei möglichster Lichtabwesenheit. Das Ergrünen unterblieb in den Internodialzellen vollständig, anfangs auch in den Blättchen, die jedoch nach längerer Dauer des Versuchs, vielleicht infolge der wiederholten, allerdings kurzen Belichtung, deutlich ergrünten.

Auch aus den Bulbillen von Chara stelligera, die ich Herrn Kollegen Jost verdanke, sah ich in Dunkelkulturen chlorophyllfreie Sprosse hervorgehen, falls ganz chlorophyllfreie Bulbillen zur Aussaat gelangten. In den Internodien, wie in den Blättchenzellen, waren die farblosen oder gelblichen Anlagen der Chlorophyllkörner, die Leukoplasten sehr klein, von Ergrünen auch nach 2—3 Wochen keine Spur zu erkennen. Wie bei der vorigen Spezies stellte sich aber auch hier nach etwa sieben Wochen eine deutliche Grünfärbung der Triebspitzen ein.

Wenn also bei diesen Gewächsen das Ergrünen bei Lichtabschluß nicht völlig zu unterbleiben scheint, so verfahren sie doch in dieser

---

1) K. Giesenhagen, Untersuchungen über die Characeen, Flora 1902, Heft I, S. 19.

Beziehung jedenfalls sehr zurückhaltend, so daß die oben erwähnte Schimpersche Angabe, die Characeen ergrünten ebenso intensiv im Dunkeln als bei Lichtzutritt, nicht gerechtfertigt ist.

Schimpers Beobachtungen an verdunkelter Vaucheria terrestris, welche unter einem undurchsichtigen Rezipienten wochenlang weiter wuchs und neue Zweige mit ebenso reichem Chlorophyllgehalt erzeugte, als ob sie am Licht gewachsen wäre, sind gleichfalls nicht streng beweisend. Bei Dunkelpflanzen derselben Art sah ich die Fäden immer länger und in ihren älteren Teilen farblos werden, während die Schlauchspitzen grün blieben, was aber hier einfach auf einer Wanderung des chlorophyllführenden Plasmas nach der Spitze zurückzuführen sein mag.

Hier wäre die Entscheidung zu treffen durch die Beobachtung von Keimlingen, die aus chlorophyllfreien, dunkel gehaltenen Oosporen hervorgehen. Solche bei Lichtabschluß zur Keimung zu bringen ist mir jedoch bisher nicht gelungen.

Von den drei von Schimper angeführten Beispielen für das Ergrünen von Algen bei Lichtabschluß wie bei Belichtung, scheint allein einwandsfrei die Angabe von Heinricher[1]) über Sphaeroplea annulina, aus deren chlorophyllfreien Dauersporen er bei Dunkelkultur, auf einer zweikernigen Entwicklungsstufe verharrende Keimlinge hervorgehen sah, die normale Grünfärbung zeigten.

Es dürften in der reichen Algenliteratur noch andere ähnliche Fälle verzeichnet sein. Das genannte Beispiel betrifft aber eine Alge die frei schwimmt. Ein gleiches Verhalten in bezug auf vom Licht unabhängige Chlorophyllbildung wäre von Volvocineen, Oedogonium, Bulbochaete, Coleochaete, also von freischwimmenden oder epiphytischen und anderen freisitzenden Formen zu erwarten, falls sie überhaupt bei Lichtabschluß keimen. Zurückhaltung beim Ergrünen könnte hier kaum von Vorteil sein, da ja diese Pflänzchen bei etwaiger Überschlammung, sich doch nicht zum Licht herauszuarbeiten vermöchten.

---

1) E. Heinricher, Zur Kenntnis der Algengattung Sphaeroplea. Berichte der Deutschen bot. Gesellschaft 1883, Bd. I, S. 441.

Ein anderes Verhalten zeigen, wie schon jetzt bekannt, gewisse Algen, deren unterirdische Achsen gleich Rhizomen im Schlamme oder Sand verborgen dahin kriechen, von welchen sie die der Assimilation dienenden Teile ans Licht hervorschicken. So fand ich[1]), bei der auf lehmigsandigem Boden wachsenden Oedogoniacee Oedocladium protonema, die sich in das Substrat einbohrenden, mit Spitzenwachstum begabten Fäden, wie auch die an ihnen entstehenden reservestoffreichen Dauersprosse, völlig chlorophyllfrei. Aus dem Boden herauspräpariert und dem Lichte ausgesetzt, ergrünen die ersteren in kurzer Zeit und aus den letzteren wachsen ergrünende Achsen hervor, die bei Lichtabschluß farblos bleiben. Ein weiteres Beispiel für die Abhängigkeit der Chlorophyllbildung von der Einwirkung des Lichts wird von Klemm[2]) und Haberlandt[3]) für Caulerpa prolifera angegeben. Nach ersterem sind die bei vollständiger Verdunklung weiter wachsenden Sprosse chlorophyllfrei. Haberlandt fand die nach längerem Lichtabschluß entstehenden, negativ geotropischen Proliferationen häufig in ihrer ganzen Länge rein weiß.

Weitere Untersuchungen werden zweifellos noch ähnliche Fälle zutage fördern. Die mitgeteilten Beispiele sind schon bemerkenswert genug, da sie Algen betreffen, deren im Substrat verborgene Vegetationsorgane dem Lichte entzogen zu sein pflegen. Das Ausbleiben des Ergrünens bei fehlender Belichtung bedeutet hier, wie auch bei den langen Internodialzellen der Characeen eine Ersparnis, die von Wichtigkeit sein kann. Wenn solchen Fällen andere gegenüberstehen, wo die unterirdischen Sprosse (bei Farnen und Laubmoosen) trotz ausbleibenden Lichtgenusses ergrünen, so muß zugegeben werden, daß Eigenschaften, die von Nutzen sein können, doch nicht überall zur Ausbildung gelangen brauchen. Falls aber einmal eine derartige Eigenschaft erworben worden ist, so ist es nicht wahrscheinlich, daß sie wieder verschwinden wird. Dafür spricht, wie es scheint, das bei den Angiospermen zur allgemein-

---

1) E. Stahl, Oedocladium protonema. Pringsheims Jahrb. 1892, Bd. XXIII.

2) P. Klemm, Über Caulerpa prolifera. Flora 1893.

3) G. Haberland, Über den Geotropismus von Caulerpa prolifera. Sitzungsberichte d. Wiener Akademie 1906, Bd. CXV.

gültigen Regel gewordene Gebundensein des Ergrünens an die Lichtgegenwart.

Ein Überblick auf die mitgeteilte, höchst unvollständige Tatsachenreihe zeigt uns, daß die Eigenschaft des Nichtergrünens bei Lichtmangel innerhalb verschiedener Gruppen, sowohl bei niederen als höheren, vorhanden ist. Das entgegengesetzte Verhalten, auch bei Lichtabschluß ergrünen zu können, ist gleichfalls innerhalb aller größeren Gruppen anzutreffen, mit alleiniger Ausnahme der höchst stehenden, jüngsten Abteilung des Pflanzenreichs, der angiospermen Blütenpflanzen, bei welchen es vollständig zu fehlen scheint. Es liegt nahe, die Fähigkeit, im Dunkeln zu ergrünen als den ursprünglichen Zustand und die Eigenschaft bei Verdunkelung mit der Chlorophyllbildung zurückzuhalten, ja sie gar vollständig zu unterdrücken als eine erst nachträglich und zwar innerhalb verschiedener Gruppen erworbene Fähigkeit zu betrachten. Wenn auch unsere Untersuchung oft eine nähere Übereinstimmung zwischen der Biologie der Pflanzen und ihrem Verhalten in bezug auf das Ergrünen hat vermissen lassen, so mußte es doch im großen ganzen auffallen, daß nicht selten ein derartiger Zusammenhang besteht, indem die Chlorophyllbildung bei Lichtabschluß unterbleibt bei Organen, die unter normalen Verhältnissen dem Lichte entzogen sind, bei welchen also eine Zurückhaltung in dem Verbrauch wertvoller Baustoffe eine Ersparnis bedeutet.

Von besonderem Interesse sind durch ihr Verhalten die höheren Kryptogamen. Während bei den Bryophyten, soweit jetzt bekannt, nirgends vollständige Unterdrückung des Ergrünens bei Lichtabschluß festgestellt werden konnte, findet sich dies vielleicht schon bei einzelnen Filicinen, sicher aber bei Lycopodinen und Equisetinen. Die Pflanzen der ersteren Gruppe zeigen noch ein schwankendes Verhalten, während die Schachtelhalme durch dieses, wie auch durch andere Merkmale der Vegetationsorgane schon stark auf die Angiospermen hinweisen, ein Umstand der vielleicht auch bei phylogenetischen Erörterungen Berücksichtigung verdient.

Worin mag nun der ökonomische Vorteil der Zurückhaltung bestehen? Von der Tatsache ausgehend, daß bei völlig etiolierten Pflanzenteilen zwar der grüne Anteil des Rohchlorophylls nicht zur

Ausbildung gelange, dafür aber der gelbe, als Etiolin bezeichnete Anteil trotz Lichtabwesenheit, wenn auch in geringeren Mengen, entstehe, könnte man geneigt sein, den Nutzen einer eventuellen Ersparnis schon von vornherein in Abrede zu stellen, da nicht einzusehen sei, warum die Pflanze dann nicht in gleichem Maße mit der Bildung des Etiolins zurückhalten sollte. In dem folgenden Kapitel soll der Versuch gemacht werden diesen Einwand zu entkräftigen durch Darlegung des verschiedenen Wertes, der den beiden Komponenten des Rohchlorophylls auf Grundlage ihrer verschiedenen chemischen Zusammensetzung zukommt.

Mit der obigen Annahme, die Zurückhaltung in der Chlorophyllbildung könne von Bedeutung sein, insofern wertvollere Baustoffe, die bei unangebrachtem, im Dunkeln vor sich gehenden Ergrünen bloß vergeudet würden, dagegen unter diesen Umständen in geeigneterer Weise verwendet werden können, stehen folgende Beobachtungen Wiesners[1]) in Einklang. Er sah nämlich bei etiolierten Keimlingen von Lepidium sativum, bei derselben Tageshelligkeit, das Auftreten der ersten sichtbaren Chlorophyllmenge sich desto mehr verzögern, je weiter das Etiolement vorgeschritten war. Bei beendetem Wachstum trat im Lichte kein Ergrünen mehr ein. Ähnliche Wahrnehmungen waren schon früher von Detmer[2]) gemacht worden. Trebitz[3]) konnte jedoch diese Angaben nicht bestätigen. Selbste ein achtwöchentliches Verdunkeln von Keimlingen von Phaseolus multiflorus und Vicia faba vermag nach ihm nicht die Pflanze der Fähigkeit zu berauben, im Licht zu ergrünen. Wenn überhaupt, so geht diese Fähigkeit erst unmittelbar vor dem Tode verloren. Es waren also nach Trebitz die für eine schwache Chlorophyllbildung notwendigen Reservestoffe noch disponibel, die so lange verdunkelten Keimlinge gingen aber, ans Licht gebracht, stets nach einigen Tagen zugrunde.

1) Lichtgenuß, S. 237.

2) Landwirtschaftliche Jahrbücher 1882, Bd. XI.

3) E. Trebitz, Beiträge zur Kenntnis der Ergrünungsbedingungen bei Pflanzen. Dissert., Leipzig 1905.

X.

Herbstliche Vergilbung der Blätter.

Wenn im Herbste, bei sinkender Nachttemperatur, die Laubblätter dem Abfallen und Absterben entgegengehen, so spielen sich in ihnen wichtige Veränderungen ab, die sich äußerlich in dem so auffallenden Farbenwechsel verraten. Das Grün verschwindet allmählich aus der gelb zurückbleibenden Spreite, deren Tod sich zuletzt an der Bräunung des bald vertrocknenden oder verwesenden Blattes erkennen läßt. Die mikroskopische Untersuchung des sich verfärbenden Laubes zeigt, daß dessen Zellen immer inhaltsärmer werden. Mit dem Verschwinden des grünen Farbstoffes aus den Chlorophyllkörnern tritt auch deren Degeneration ein. In den mit wäßrigem Inhalt erfüllten Zellräumen sieht man dann nur noch einige Öltropfen und Kristalle, außerdem gelbe, stark lichtbrechende Kugeln, die den gelben Farbstoff der zersetzten Körner aufgenommen haben und nunmehr die Gelbfärbung des Laubes verursachen. Den bei manchen Pflanzen, insbesondere Holzgewächsen, schon vor dem Verschwinden der grünen Farbe im Zellsaft auftretenden roten Farbstoff, der sich mit Grün und später mit Gelb zu den mannigfaltigsten Nuancen, die wir am herbstlichen Laube bewundern, kombiniert, lassen wir hier, obwohl seine Gegenwart keineswegs bedeutungslos sein dürfte, außer Betracht und befassen uns bloß mit dem Vergilbungsprozeß[1]) selbst.

Von den beiden verschiedenfarbigen Bestandteilen des Rohchlorophylls, die sich durch geeignete Lösungsmittel oder durch Adsorption voneinander trennen lassen, verschwindet in völlig ausgereiften Blättern das Chlorophyllgrün vollständig vor dem Abfall,

1) Vgl. F. Kohl, Untersuchungen über das Karotin und seine physiologische Bedeutung in der Pflanze. 1902.

während der gelbe Anteil, das der Hauptmasse nach aus Karotin bestehende Chlorophyllgelb, meist in erheblichen Mengen im Blatte zurückbleibt und nur bei wenigen Pflanzen, hauptsächlich solchen sehr schattiger Standorte, oft eine derartige Abnahme erfährt, daß die Spreite vor dem Absterben völlig weiß erscheint (Anthriscus sylvestris, Aegopodium Podagraria, Pimpinella magna, Viburnum opulus, Lonicera xylosteum, Acer dasycarpum, Evonymus verrucosus, Orixa japonica, Lilium Martagon, Listera ovata.

Das verschiedene Verhalten der beiden Anteile des Rohchlorophylls — Zurückbleiben des gelben, Verschwinden des grünen Bestandteils — verdient in ökologischer, wie in physiologischer Beziehung mehr Beachtung, als ihm bisher zuteil geworden ist. Der gelbe, im abfallenden Blatt verharrende Anteil geht, wie schon der Augenschein lehrt, jedenfalls in der Mehrzahl der Fälle der Pflanze zum größten Teil verloren. Wie verhält es sich dagegen mit dem grünen, der bei gut ausgereiften Blättern, vor deren Loslösung, mehr oder weniger zu verschwinden pflegt? Findet eine Auswanderung des Chlorophyllgrüns oder seiner Abbauprodukte statt oder wird es einfach ohne weitere Verwertung an Ort und Stelle zerstört? Schon Sachs[1]) hält es für eine ganz ungerechtfertigte Annahme, zu glauben, daß es völlig zerstört werde und spricht sich, allerdings ohne weitere Gründe anführen zu können, für eine Auswanderung in die ausdauernden Teile, zum Zweck der Aufbewahrung und späteren Verwendung, aus.

Es ist also zunächst die Frage zu erörtern, ob das Chlorophyllgrün an Ort und Stelle verbleibt und, wie vielfach angenommen wird, hier unter dem Einfluß des Lichtes zerstört wird oder ob es einer Auswanderung unterliegt, entweder, wie Sachs anzunehmen schien, des grünen Farbstoffs selbst oder aber seiner Abbauprodukte. Gegen die Sachssche Annahme hat sich Mer[2]) ausgesprochen. Er stützt seine Ansicht auf Versuche, die mit partiell verdunkelten Blättern von Phaseolus durchgeführt wurden. Wenn das Chlorophyll als solches auszuwandern vermöchte, so müßten nach ihm an beiderseits mit

1) J. Sachs, Beiträge zur Physiologie des Chlorophylls. Flora 1863, S. 201.

2) E. Mer, La glycogenése dans le règne végétal. Bulletin de la société botanique de France 1873, Tome XX.

schwarzen Papierstreifen beklebten Spreiten, die in Verfärbung begriffen sind, die verdunkelten Teile, insbesondere das Gewebe längs der Rippen, grün bleiben, was jedoch, nach Mers eigenen Angaben, keineswegs der Fall sein soll. Da also von einer Auswanderung des Chlorophylls selbst keine Rede sein kann, so kann es sich nur um eine Abfuhr seiner Abbauprodukte handeln.

Schon die Betrachtung eines im Vergilben begriffenen Blattes spricht für eine solche. Auch in weit fortgeschrittenen Stadien fällt an der in ihrer größten Ausdehnung gelben Spreite die noch grüne Farbe längs der stärkeren Blattrippen auf. Das reine Gelb stellt sich fast immer zuerst in den Parenchyminseln ein, die, wie die Lupenbetrachtung zu erkennen gibt, anfangs durch zarte, noch grüne, den zarten Gefäßbündelmaschen entsprechende Äderchen voneinander getrennt sind. Beim weiteren Fortschreiten des Verfärbungsprozesses sind zuletzt nur noch die Mittelrippe und die stärksten Seitenrippen grün umsäumt, bis zuletzt bei völligem Ausreifen auch hier die grüne Farbe völlig verschwindet.

Abweichungen von dem geschilderten Verhalten sind nur selten zu beobachten und höchstwahrscheinlich meist pathologischer Natur. So sah ich bei sonst allerdings gesund scheinenden, kräftigen Pflanzen von Azalea mollis die Blätter zunächst längs der Haupt- und Nebenrippen, dann an den feineren Adern gelb werden, während sie gleichzeitig zwischen den Seitennerven und in der oberen Blatthälfte, am Rande, die grüne Farbe fast unverändert behalten hatten. Nachdem, besonders an den noch grünen Stellen, Rotfärbung hinzugekommen war, fielen die gelb, grün und rot gesprenkelten Blätter, aus denen also das Chlorophyllgrün nur höchst unvollständig verschwunden war, ab. Auch in anderen Fällen, wo das Verschwinden des Grün sich in umgekehrter Reihenfolge eingestellt hatte, waren grüne Parenchyminseln an den bereits abgefallenen, sich bräunenden Blättern zu beobachten.

Der in der Regel sich einstellende Beginn der Vergilbung in den Parenchyminseln, wie auch das längere Bestehen der grünen Farbe längs der Blattrippen, erinnert in ganz auffallender Weise an das Verhalten der Blätter, bei welchen die in Auswanderung begriffene

Stärke auch zuerst aus den Parenchyminseln verschwindet und sich am längsten längs der Blattrippen nachweisen läßt.

Die schon bei der Betrachtung von vergilbenden Blättern sich aufdrängende Annahme einer Auswanderung, wenn nicht des Chlorophyllgrün, doch aber seiner Abbauprodukte, läßt sich durch ganz einfache Experimente unwiderleglich dartun.

Würde das Chlorophyllgrün einfach an Ort und Stelle der Zerstörung anheimfallen, ohne daß dabei die ausdauernden Teile auf den Vorgang von Einfluß wären, so müßten vor dem Vergilben von ihrem Tragsproß losgelöste, im übrigen gleichen Bedingungen ausgesetzte Blätter der Verfärbung ebenso rasch anheimfallen, als wenn sie noch mit jenen im Verband wären. Dies ist jedoch keineswegs der Fall.

An den Trieben stellt sich das Vergilben nicht gleichzeitig bei allen Blättern ein. In der Regel beginnt es an der Basis und schreitet von hier allmählich nach der Spitze fort. Es hängt dies mit dem verschiedenen Reifegrad der Blätter zusammen. Oft genug sieht man im Herbste an sonst völlig entlaubten Bäumen, z. B. der Pyramidenpappel, die Blätter der Sproßenden noch völlig grün. Besonders lang bleiben, wie Dingler[1]) ausführlicher berichtet, die infolge von Zurückschneiden der Triebe später im Jahre zur Entfaltung gelangten Blätter verschiedenartiger Bäume an den Zweigen haften und sind fähig, ohne Schaden zu leiden, niedrige Temperaturen, ja starken Frost zu ertragen.

In Berücksichtigung des Einflusses des Reifegrades der Blätter kamen bei meinen Versuchen möglichst gleichalterige Blätter zur Verwendung, wobei bei Benutzung gegenständiger Blätter darauf geachtet wurde, nur solche zu wählen, die wenigstens annähernd gleiche Belichtung genossen hatten.

Von einem kräftigen Trieb von Philadelphus grandiflorus, dessen untere Blätter eben sich zu verfärben begannen, wurden Ende Oktober die Blätter bis auf zwei gegenständige von der Achse losgelöst. Das eine der beiden letzteren wurde gleichfalls vom Zweig

1) Herm. Dingler, Versuche und Gedanken zum herbstlichen Laubfall. Berichte der Deutschen bot. Gesellschaft 1905, Bd. XXIII, ferner Bd. XXIV derselben Zeitschrift.

getrennt und zusammen mit dem noch am Zweig befindlichen in einer feuchten Kammer aufbewahrt. Nach wenigen Tagen war das letztere Blatt völlig vergilbt; in dem losgetrennten, das im übrigen seine volle Frische bewahrt hatte, waren etwa drei Viertel der Spreite noch grün.

Die Loslösung des Blattes vom Stengel verursachte also in diesem und in anderen ähnlichen Fällen eine starke Verzögerung des Vergilbungsprozesses. Zwar wurde er auch hier nicht vollständig verhindert, denn nach etlichen weiteren Tagen, noch vor dem Absterben, verschwand die grüne Farbe fast gänzlich.

In anderen Fällen, z. B. bei Robinia viscosa, wo die Fiederblättchen eines und desselben Blattes der verschiedenen Behandlung unterlagen, unterblieb das Vergilben losgetrennter, in feuchter Kammer liegender Blättchen vollständig. Sie starben schließlich ab unter Bräunung der bis zuletzt tiefgrünen Spreitenfläche, während die nicht losgelösten Fiederblättchen erst nach dem Vergilben abstarben.

Die Verlangsamung des Vergilbungsprozesses in abgetrennten Blättern wird man, da die übrigen Umstände in beiden Fällen gleich waren und insbesondere, durch Bespritzung der Spreiten, für gleichmäßige Befeuchtung gesorgt wurde, auf die unterbrochene Stoffableitung im abgetrennten Blatte zurückführen müssen. In diesem kann immerhin in den starken Rippen und im Blattstiel noch eine größere Menge der abzuleitenden Stoffe Unterkunft finden, so daß zu erwarten ist, daß in kleineren losgetrennten Blattstücken die Verfärbung noch eine stärkere Hemmung erfahren wird. Eine solche stellte sich tätsächlich ein in, vermittelst eines Korkbohrers, aus dem Vergilben nahen, aber eben noch grünen Blattspreiten herausgestanzten kreisrunden Stücken. Bei Philadelphusarten wurde in letzteren das Vergilben im Rundell fast vollständig gehemmt, während, wie in Fig. 7 der Tafel zu sehen ist, in der übrigen Spreite der Prozeß den üblichen Verlauf nahm. In dem Blatte (Fig. 8) ist die Vergilbung der Spreite vollzogen, die Spreite beginnt von links unten aus unter Bräunung abzusterben; die Farbe des ausgestanzten Stückes ist noch lebhaft grün.

Ähnliche Versuche wurden mit demselben Erfolg mit Blättern von Ulmus montana, Betula verrucosa ausgeführt. Von letz-

terem Baum schnitt ich am 18. Oktober einen Zweig mit unten schon vergilbten, oben noch grünen Blättern und stellte ihn an einen feuchten schattigen Platz eines Gewächshauses. Die bisher noch grünen Spreiten vergilbten in akropetaler Reihenfolge. Am 22. Oktober waren alle völlig verfärbt und im Absterben begriffen. Die bei Beginn des Versuches herausgestanzten, in einer Glasdose auf feuchtem Filtrierpapier liegenden Rundelle behielten während dieser Zeit unverändert ihre dunkelgrüne Farbe und bräunten sich später, in den ersten Novembertagen, ohne vorherige Vergilbung. Fig. 2 veranschaulicht den Erfolg völliger Lostrennung von Spreitenteilen bei Robinia Pseudacacia.

Das Verschwinden des grünen Farbstoffs wird also durch Loslösung von Stücken aus dem Zusammenhang mit dem Ganzen, wenn nicht immer völlig verhindert, so doch in hohem Grade erschwert. Dies spricht deutlich gegen die Annahme einer vom Ableitungsprozeß unabhängigen Zerstörung und Verbleiben der Abbauprodukte an Ort und Stelle, ist dagegen mit der Annahme einer Auswanderung durchaus vereinbar.

Eine weitere Stütze findet diese Ansicht in den Ergebnissen von Versuchen, die an noch grünen, aber der Verfärbung entgegenschreitenden Blättern, teils im Freien am Baume, teils an abgeschnittenen Zweigen vorgenommen wurden.

Mit einem scharfen Messerchen brachte ich vom Rande aus mehr oder weniger tiefgehende Einschnitte in die Spreiten von Aesculus rubicundaan, wobei die Seitenrippen (Fig. 6), in anderen Fällen (Fig. 5) die Mittelrippen der Blätter durchschnitten wurden.

Stets wurde dadurch der Verfärbungsprozeß oberhalb der Einschnitte in hohem Maße gehemmt. Bei Ginkgo biloba war der oberhalb eines Einschnittes (Fig. 4) liegende Spreitenteil noch lebhaft grün, als gleichzeitig die übrige Fläche schon völlig vergilbt war.

Bei manchen Blättern hat die bloße Einknickung der Spreite dieselbe Wirkung, wie die Lostrennung, nämlich dort, wo schon durch Knickung allein die Gefäßbündel durchgerissen werden (Aesculus rubicunda, Acer platanoides, Quercusarten usw.). In Fig. 3 ist das Ergebnis der Knickung eines am Baum gelassenen Ginkgoblattes,

in Fig. 1 die Hinderung der Verfärbung bei einem Fiederblatte von Robinia viscosa dargestellt. Das noch an einem Zweigstück sitzende Blatt wurde im Zimmer in feuchter Kammer aufbewahrt. Nach Verlauf von vier Tagen waren die Spreitenteile unter, oder bei Faltung der Blättchen parallel zur Mittelrippe, seitlich von der Einknickungsstelle meist völlig vergilbt und zum Teil schon im Absterben begriffen. Zur selben Zeit verharrten die von der Ableitung ausgeschlossenen Teile über den Trennungslinien in völlig grüner Färbung oder zeigten doch nur in der Nähe der Rippen beginnende Vergilbung. Der Prozeß schritt aber nicht weiter fort, und die noch grünen Teile begannen vom Rande aus abzusterben, ohne sich weiter zu verfärben. Die grüne Farbe ging zuletzt unvermittelt in das für das tote Blatt charakteristische Braun über.

Ein von den Dikotylen abweichendes Verhalten kam bei verschiedenen Monokotylen zur Beobachtung. Hier wird die Vergilbung abgetrennter Stücke nicht in gleich starkem Maße gehemmt wie bei jenen; es kann sogar durch das Anbringen von Einschnitten oder Knicken die Vergilbung oberhalb der Trennung beschleunigt werden, wenigstens dann, wenn die Blätter noch nicht den für das Vergilben erforderlichen Reifegrad erreicht haben. So sah ich bei Polygonatum multiflorum und Funkia Sieboldiana die Spreitenteile oberhalb der Unterbrechungsstellen, wie auch direkt unter diesen, rascher gelb werden als die davon entfernteren Teile. Auch vergilben mit dem Korkbohrer herausgestanzte Spreitenstücke bei diesen Pflanzen in weit höherem Grade als dies bei Dikotylen der Fall zu sein pflegt. Es wird also bei diesen Pflanzen, durch Hinderung der Ableitung, die Verfärbung völlig losgetrennter Stückchen nur wenig beeinträchtigt. Die raschere Vergilbung in der Nähe der Wunden ist eine Erscheinung, die gelegentlich auch bei Dikotylenblättern zu beobachten ist, so an durch Hagelschlag oder durch Tierfraß beschädigten Spreiten, wie auch in der Nähe von Einschnitten, die man an noch nicht für das Vergilben reifen Blättern anbringt.

Nicht alle Monokotylen verhalten sich wie die besprochenen Arten. Bei Agapanthus umbellatus, Kämpferia pandurata, Chlorophytum orchidastrum blieben die aus noch grünen Spreiten-

teilen eben vergilbender Blätter herausgestanzten Stücke länger grün als die benachbarten, im Zusammenhang mit dem Ganzen verbliebenen Spreitenteile.

Die Mehrzahl der mitgeteilten Beobachtungen spricht entschieden für eine Auswanderung des grünen Farbstoffes aus den dem Absterben entgegengehenden Blättern. Die widersprechenden Tatsachen dürften sich bei weiteren Untersuchungen vielleicht gleichfalls mit dieser Annahme vereinbaren lassen. Eine weitere Frage ist nun die, ob das Chlorophyllgrün bei dem Vergilbungsprozeß stets eine Zersetzung erleidet oder nicht. Wenn es auch nicht wahrscheinlich ist, daß der grüne Farbstoff als solcher in den ausdauernden Teilen zur Ablagerung gelangt, so wäre es doch von Interesse zu untersuchen, ob im Falle verhinderter Ableitung durch Rindenringelung nicht oberhalb dieser die Rinde eine Anreicherung an Chlorophyll erfährt. Da aber bei vielen Gewächsen, man denke nur an die Rhizom-, Knollen- und Zwiebelgewächse, deren allein den Winter überdauernde unterirdische Teile mit Ausnahme derjenigen der Farne chlorophyllfrei sind, so verliert die obige Vermutung sehr an Wahrscheinlichkeit, und es dürfte das Chlorophyll bei seinem Verschwinden aus den Blattzellen eine Zerlegung erfahren in farblose Abbauprodukte, die in die ausdauernden Teile fortgeleitet werden.

Herbstliche Stoffauswanderung.

Die bisher gewonnenen Ergebnisse unserer Untersuchungen sprechen deutlich zugunsten der schon lange bestehenden Anschauung, nach welcher vor dem Abfall der Blätter wertvolle Stoffe (Proteinsubstanzen, Kali, Phosphorsäure) aus ihnen auswandern sollen, um das einmal Erworbene der Pflanze zu erhalten. Diese Ansicht ist von Wehmer[1]) einer scharfen Kritik unterzogen worden. Er suchte zu zeigen, daß die aus den bisherigen vergleichenden Aschenanalysen

1) Wehmer, Die dem Laubfall voraufgehende vermeintliche Blattentleerung. Berichte der Deutschen bot. Gesellschaft 1892, Bd. X, S. 152 ff. Derselbe, Zur Frage nach der Entleerung absterbender Organe insbesondere der Laubblätter. Landwirtschaftliche Jahrbücher 1892, Bd. XXI. Vgl. auch Büsgen, Bau und Leben unserer Waldbäume. Jena 1897, S. 150.

grüner und dem Absterben entgegengehender Blätter gezogenen Folgerungen nicht imstande sind, ihre Berechtigung zu erweisen. Aus der Tatsache, daß im November der prozentische Gehalt an Kali und Phosphorsäure erheblich geringer ist als im Oktober und September, könne nämlich nicht auf eine Verminderung dieser Stoffe geschlossen werden, da die Blätter im Herbste bekanntlich eine beträchtliche Anreicherung an Kalk und Kieselsäure erfahren. Als Grundlage für Vergleiche dürfe daher nicht die prozentische Aschenzusammensetzung dienen, sondern es seien die absoluten Zahlen, welche sich für eine gewisse Zahl von Blättern ergeben, zu verwenden. Wehmer findet nun bei einer derartigen Umrechnung der Ergebnisse seiner Vorgänger eine geringe Abnahme vom September ab, die besonders für die Phosphorsäure vom Oktober zum November auffällig ist. Eine Rückwanderung derselben in die perennierenden Organe betrachtet aber Wehmer hiermit als nicht erwiesen, da die Abnahme bei absterbenden oder toten Blättern auf Auslaugung durch Regen oder Tau beruhen könne. Bis hierher können wir den kritischen Erörterungen Wehmers folgen und ihre Berechtigung anerkennen. Wenn er aber weiter sich dahin äußert, daß eine herbstliche Auswanderung schon deshalb ausgeschlossen sei, weil die nachgewiesene Abnahme der Stoffe auf die Zeit nach Bildung der Trennungsschicht falle, so können wir ihm nicht beipflichten, da das Vorhandensein einer Trennungsschicht die Auswanderung nicht zu inhibieren braucht, da auch, ihre Undurchlässigkeit vorausgesetzt, immer noch die Gefäßbündel als ununterbrochene Leitungsbahnen an den sich verfärbenden Blättern übrig bleiben.

Nach der zusammenfassenden Darstellung von Tison[1]) ist in der Tat das parenchymatische Gewebe der Gefäßbündel in allen untersuchten Fällen, solange das Blatt nicht abgefallen ist, fast vollständig von der Vernarbung verschont, und Kienitz-Gerloff[2]) hat schon früher darauf aufmerksam gemacht, daß bei vergilbten Blättern

---

1) Adr. Tison, Recherches sur la chute des feuilles chez les Dicotylédones. Mémoires de la Soc. Linn. de Normandie 1900, Tome XX, p. 193.

2) Kienitz-Gerloff, Die Protoplasmaverbindungen zwischen benachbarten Gewebselementen in der Pflanze. Botanische Zeitung 1891, S. 57.

die Elemente des Siebteils der Nerven noch dicht mit Plasma gefüllt sind. Diese Tatsachen erweisen die Möglichkeit einer Auswanderung, wobei wir allerdings eine völlige Entleerung notwendiger Elemente aus den noch lebenden Zellen nicht zu erwarten haben, da, wie Pfeffer[1]) bemerkt, das zum Aufbau der Zellen Unerläßliche, solange dieselben noch am Leben sind, nicht disponibel werden kann. Das meist basipetale Verschwinden des grünen Farbstoffs, die bekannten, an den wichtigsten Bestandteilen des Zellinhalts sich abspielenden Desorganisationserscheinungen können zwar nicht als direkte Beweise für die Stoffausfuhr gelten, doch fordern sie zu einer erneuten sorgfältigen Prüfung dieser Frage auf.

Diese Frage ist dann auch später, unter Vermeidung der von Wehmer hervorgehobenen Fehlerquellen, wieder in Angriff genommen worden, wobei die Verfasser der zu erwähnenden Arbeiten die durch etwaige Auslaugung bedingte Trübung der Resultate zu vermeiden strebten. Beim Vergleich der Analysen von noch grünen und eben vergilbten, aber noch turgeszenten Blättern fand Ramann[2]), daß die vergilbten Blätter der Buche, Eiche und Hainbuche an Stickstoff rund $^1/_4$, an Phosphorsäure rund $^1/_4$—$^1/_3$ eingebüßt hatten. Bei Corylus war der Stickstoffgehalt im selben Maße zurückgegangen, der Phosphorsäuregehalt sich gleich geblieben, vielleicht infolge vorhandener Frostbeschädigungen. Ramann sieht in jenen Verlusten das Resultat einer Rückwanderung des Stickstoffs und der Phosphorsäure in den Baumkörper.

Tucker und Tollens[3]), welche die durch etwaige Auslaugung bedingte Trübung der Resultate durch Überdeckung der zu untersuchenden Blätter vor Regen und Tau vermieden, sahen den Gehalt an Reinasche von je 500 Platanenblättern bis zum Absterben (8. Okt.) zunehmen, um von da an wenig abzunehmen. Während die weniger geachteten Nährstoffe, wie Kalk, Kieselsäure, Schwefelsäure, Chlor, sich bis zum Absterben entweder vermehrt oder doch nur wenig ver-

1) W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Bd. I, S. 597.

2) E. Ramann, Wandern die Nährstoffe beim Absterben der Blätter? Zeitschrift für Forst- und Jagdwesen, herausgeg. von Dankelmann, XXX. Jahrg., 1898. Vgl. Ref. in Bot. Zeitung 1898, S. 231.

3) Tucker u. Tollens, Über den Gehalt der Platanenblätter an Nährstoffen und die Verwendung dieser Nährstoffe beim Wachsen und Absterben der Blätter. Journal für Landwirtschaft 1900, Bd. XLVIII.

mindert hatten, zeigten sich die wertvolleren Stoffe, wie Phosphorsäure, Kali, Stickstoff, im Herbst zum Teil bis auf weniger als die Hälfte vermindert. Der Phosphorsäuregehalt war sogar von 1,3 g auf 0,55 gesunken. Die vergleichende Untersuchung von geschützten und nicht gegen Regen geschützten Blättern ergab, daß der Schutz gegen Regen und Tau, entgegen der Wehmerschen Annahme, von wenig eingreifender Wirkung gewesen sein kann, und es schließen denn auch die Verfasser aus ihren Versuchen, daß die Nährstoffe, welche sich beim Altern der Blätter vermindern, nicht durch den Regen ausgewaschen und verloren werden, sondern auswandern.

Dieselbe Frage ist ein Jahr später in ähnlichem Sinne von Fruwirth und Zielstorff[1]) speziell für den Hopfen beantwortet worden; auch diese Forscher fanden in den Blättern und Stengeln dieser Pflanze die absolute Menge von Stickstoff, Phosphorsäure und Kali im Oktober kleiner als im August zur Zeit der Pflücke. Speziell für die Phosphorsäure stellte sich der auf die Trockensubstanz berechnete Gehalt der bei der Ernte abgeschnittenen Blätter zu derjenigen der im Oktober abgepflückten wie 49 zu 42.

Zu ähnlichen Ergebnissen gelangte Mohr[2]) bei seinen vergleichenden Untersuchungen der Bestandteile der Tabakblätter, je nachdem sie, nach ihrer Reife, losgetrennt vom Stamme (Pflückblätter) oder noch in Verbindung mit dem abgeschnittenen Stamme zum Trocknen aufgehängt worden waren (Stammblätter). Auch hier zeigte sich, daß nicht allein Aschenbestandteile aus dem Blatt in den Stamm zurückwandern, sondern daß dabei auch entschieden eine Auswahl stattfindet. Kalk und Magnesia bleiben fast ganz an Ort und Stelle, Schwefelsäure wandert schon in größerer Menge (11%) aus, dann folgt Chlor mit etwa 19%, Kali mit ungefähr 20% und endlich Phosphorsäure mit an die 40%. Mohr fand des weiteren, daß der Stickstoff zu 30—40% das Blatt verläßt und in den Stamm wandert, wenn beide ungetrennt getrocknet werden. Es wandern

1) Fruwirth und Zielstorff, Die herbstliche Rückwanderung von Stoffen bei der Hopfenpflanze. Landwirtschaftliche Versuchsstationen 1901, Bd. XV, S. 9—18.

2) Julius Mohr, Buitenzorg (Java), Gepflückter und am Stamme getrockneter Tabak. Landwirtschaftliche Versuchsstationen, herausgegeben von Fr. Nobbe, 1903, Bd. LIX, Heft 3 u. 4, S. 272.

also besonders diejenigen Stoffe aus, welche den größten physiologischen Wert haben und je älter das Blatt ist, desto leichter gibt es diese wertvollen Bestandteile ab.

Die meisten bisherigen, an Baumblättern gemachten Beobachtungen sind vielleicht noch nicht geeignet, ein völlig richtiges Bild von der Abnahme der wichtigsten Stoffe zu geben, da die zur Untersuchung verwendeten Blätter meist in größeren Zeitintervallen gepflückt wurden. Um genaue Ergebnisse zu erzielen, empfiehlt es sich, die Einsammlung der Blätter einmal kurz vor der herbstlichen Verfärbung vorzunehmen, dann, wenn die Gelbfärbung ihren Höhepunkt erreicht hat und die grünen Farbentöne möglichst verschwunden sind. Um gutes, vergleichbares Material zu gewinnen, wird man nicht die ganzen Blätter verwenden, sondern vermittelst eines Korkbohrers herausgestanzte oder mit einer anderen Schablone aus den Spreiten gewonnene Stücke. Im Laufe des Herbstes und Winters gewann ich von Kübelpflanzen von Evonymus japonica ebenso viele völlig vergilbte als noch grüne Rundstücke, die sofort nach dem Einsammeln rasch getrocknet wurden. Herr Professor Dr. Immendorff hatte die große Freundlichkeit, die Untersuchung im agrikulturchemischen Laboratorium der Universität Jena von Herrn Zapfe ausführen zu lassen und mir deren Ergebnis mitzuteilen.

„Es wurden gefunden in 100 Teilen der vollständig trocken gedachten Substanz:

	In den grünen Blättern %	In den gelben Blättern %
Stickstoff (N) . . .	1,136	0,441
Kalk (CaO)	7,744	10,698
Kali (K_2O)	1,148	0,974
Phosphorsäure (P_2O_5) .	0,331	0,238
Magnesia (MgO) . .	0,434	0,472
Eisen ($Fe_2O_3 + Al_2O_3$)	0,313	0,208
Natron (Na_2O) . . .	0,068	0,186
Schwefelsäure (SO_3) .	0,772	1,437
Chlor (Cl)	0,138	0,011
Kieselsäure (SiO_2) . .	0,071	0,012
Gesamtreinasche . . .	11,019	14,236

Auf 1 qm Blattfläche berechnet ergeben sich folgende Mengen der einzelnen Bestandteile:

	In den grünen Blättern mg	In den gelben Blättern mg
Stickstoff (N) . . .	110	41
Kalk (CaO)	752	990
Kali (K_2O)	112	90
Phosphorsäure (P_2O_5) .	32	22
Magnesia (MgO) . . .	42	44
Eisen ($Fe_2O_3 + Al_2O_3$)	30	19
Natron (Na_2O) . . .	6	17
Schwefelsäure (SO_3) .	75	133
Chlor (Cl)	13	1
Kieselsäure (SiO_2) . .	7	1
Gesamtreinasche . .	1069	1317

Diese Untersuchung ergibt also, im Vergleich zu den grünen Teilen, für die vergilbten Blattstücke eine mehr oder weniger beträchtliche Abnahme für Stickstoff, Phosphorsäure, Kali, Eisen, Chlor und Kieselsäure. Der Magnesiagehalt ist sich annähernd gleich geblieben, Kalk, Natron und Schwefelsäure haben eine Zunahme erfahren. Besonders bemerkenswert ist die Abnahme an Eisen, wobei des hohen, bei vielen Pflanzen zu Chlorose führenden Kalkgehalts des hiesigen Bodens zu gedenken ist.

Herr N. Swart, der die Frage der herbstlichen Auswanderung einer eingehenden Untersuchung unterwarf und in einer später erscheinenden Abhandlung ausführlicher über seine Versuchsergebnisse berichten wird, hatte die Freundlichkeit, mir die folgende kurze Zusammenstellung einiger seiner Ergebnisse zur Verfügung zu stellen.

„Die bis jetzt ausgeführten Analysen, die noch keineswegs abgeschlossen sind, haben gezeigt, daß in den gelben Blättern in allen Fällen eine Abnahme stattgefunden hat an Stickstoff, Phosphor und Kali bis auf die Hälfte und mehr; auch für Magnesium und Eisen wurde in einzelnen Fällen eine Abnahme gefunden. Die recht mühsame und zeitraubende Arbeit des Ausstanzens der Blattstücke zur Ge-

winnung vergleichbarer Quantitäten von Blattflächen, brachte es aber mit sich, daß für die Analyse dieser Metalle das nötige Material fehlte, um auf Grund der erforderlichen Kontrollanalysen schon jetzt ein sicheres Resultat mitteilen zu können."

Die im vorstehenden mitgeteilten Swartschen Versuchsergebnisse bestätigen also nicht nur die älteren Angaben über die Auswanderung der wichtigsten Nährstoffe, sondern sie zeigen, daß die Abnahme besonders groß ist in dem kritischen Stadium des vor dem Abfall sich einstellenden Vergilbens. Unter den Stoffen, die in bemerkenswertem Grade abnehmen, sind Stickstoff und Phosphor hervorzuheben.

Die bisherigen Analysen zeigen nur, welche Aschenbestandteile aus den Blättern entfernt werden; in welchen Verbindungen sie auswandern, in welchen sie in den ausdauernden Teilen aufgespeichert werden, darüber ist uns noch nichts bekannt. Das gilt im besonderen auch für die Vorgänge, die dem Verschwinden des Chlorophyllgrün selbst zugrunde liegen. Zur Zeit des Vergilbens geht nun nicht bloß die Zersetzung des grünen Farbstoffs vor sich, sondern auch die seiner Träger, der Chlorophyllkörner. Zudem erleiden auch Plasma und Zellkern Veränderungen, die auf eine dem Absterben vorangehende Verarmung hinweisen. Wir haben es also mit verwickelten Prozessen zu tun, die sich vorderhand nicht in ihren Einzelheiten verfolgen lassen. Nur die folgende Frage wollen wir der biologischen Betrachtungsweise unterwerfen, wenn es auch nur wäre um die Aufmerksamkeit berufener Forscher auf sie zu lenken.

XI.

Biologische Bedeutung von Vergilbung und Etiolement.

Wie kommt es, daß aus dem völlig ausgereiften Blatt der grüne Anteil des Rohchlorophylls verschwindet, während der gelbe zurückbleibt? Wie erklärt sich mit Rücksicht auf die in dem pflanzlichen Organismus waltende Ökonomie die merkwürdige Tatsache, daß die Pflanze bei weitem haushälterischer mit dem grünen Anteil verfährt als mit dem gelben, welcher ja meist vollständig preisgegeben wird oder doch nur in besonderen Fällen eine beträchtliche Abnahme erleidet? Faßt man die verschiedene Zusammensetzung der beiden Anteile des Rohchlorophylls ins Auge, so wird das verschiedene Verhalten verständlich.

Aus dem durch Alkoholextraktion grüner Pflanzenteile erhaltenen Rohchlorophyll sind verschiedene Farbstoffe gewonnen worden, über deren Zahl und Eigenschaften schon viel gestritten worden ist. Nach der Darstellung von Kohl[1]), der sich eingehend mit dem Verfärbungsvorgang der Laubblätter beschäftigt hat, enthält der normale grüne Chloroplast viel α-Chlorophyll, wenig β-Chlorophyll, viel Karotin, wenig α- und β-Xanthophyll. Im herbstlich verfärbten Blatt enthält dagegen der Chloroplast wenig oder keines der Chlorophylle, weniger oder ebensoviel Karotin als im grünen Blatt, wenig α-Xanthophyll, viel β-Xanthophyll.

Die grünen Farbstoffe verschwinden also, wie es schon der Augenschein lehrt, mehr oder weniger vollständig. Da nun aber nach Kohl (l. c. S. 109) eine Umwandlung von Chlorophyll in Karotin nicht stattfindet, so kann, worauf die bereits geschilderten

1) F. G. Kohl, Untersuchungen über das Karotin und seine physiologische Bedeutung, Leipzig 1902, S. 145. Siehe auch Tine Tammes, Über die Verbreitung des Karotins im Pflanzenreiche, Flora 1900.

Beobachtungen und Experimente hinweisen, es sich nur durch die Auswanderung gewisser seiner Bestandteile erklären. Von den gelben Farbstoffen bleibt dagegen in der großen Mehrzahl der Fälle ein ganz erheblicher Teil im absterbenden Blatte zurück. Den Schlüssel zum Verständnis gibt uns die chemische Zusammensetzung der beiden Anteile des Rohchlorophylls.

In betreff der gelben Farbstoffe sind wir am genauesten unterrichtet über das Karotin, mit welchem die andern gelben Farbstoffe nahe verwandt sind. Für das Karotin gibt Arnaud[1]) an, daß es ein Kohlenwasserstoff von der Zusammensetzung $C_{26}H_{38}$ ist.

Nach neueren Untersuchungen von Willstätter und Mieg[2]) gilt für das Karotin die Formel $C_{40}H_{56}$, für seinen Begleiter, das Xanthophyll, welches höchstwahrscheinlich ein Oxyd des Karotins darstellt, die Formel $C_{40}H_{56}O$. Es beteiligen sich also an dem Aufbau der gelben Begleiter des Chlorophylls, die im verfärbten Blatte zurückbleiben oder doch nur unvollständig aus ihm fortgeführt werden, nur Kohlenstoff, Wasserstoff, Sauerstoff, alles Elemente, die der Pflanze reichlich zur Verfügung stehen und mit welchen sie in der Regel keineswegs sparsam umzugehen braucht. Ganz anders verhält es sich mit dem grünen Farbstoff der Chloroplasten, dem Chlorophyllgrün, von dem uns hier nur die elementare Zusammensetzung interessiert. Zu den Elementen, die sich am Aufbau von Karotin und Xanthophyll beteiligen, kommen andere wertvollere hinzu, nämlich Stickstoff, Magnesium, und nach Stocklasa[3]), in Bestätigung der alten Hoppe-Seylerschen Angabe, Phosphor.

Stocklasa[3]) vertritt die Anschauung, daß die Phosphorsäure in der Pflanze hauptsächlich in organischen Verbindungen auftritt. Zu diesen gehöre in erster Reihe neben Nukleinen und Nukleoalbuminen das Lecithin, welches sich mit der Bildung der Chlorophyllkörner in den Blättern vermehren (S. 621), bei Verdunkelung abnehmen

1) Arnaud, Recherches sur la composition de la carotine, sa fonction chimique et sa formule. Comptes rendus 1886, Tome CII.

2) Willstätter und Mieg, Über die gelben Begleiter des Chlorophylls. Liebigs Annalen der Chemie 1907, Bd. CCCLV.

3) Stocklasa, Über die Verbreitung und physiologische Bedeutung des Lecithins in der Pflanze. Sitzungsber. der Wiener Akademie 1896, S. 604 u. 623.

und mit dem Aufhören der physiologischen Funktion der Blätter, mit dem Absterben des Assimilationsapparates und dem Hervortreten der in den Blättern bereits vorher vorhandenen gelben Farbstoffe sozusagen völlig verschwinden soll. Stocklasa stellt ferner die Ansicht auf, daß Chlorophyll nichts anderes ist als Lecithin, wobei die fetten Säuren durch eine bestimmte Gruppe von Chlorophyllansäuren ersetzt erscheinen. Die Entstehung des als Chlorolecithin bezeichneten Chlorophylls ist nach ihm an das Vorhandensein von Phosphor gebunden. „Ohne Phosphor kein Lecithin — und auch kein Chlorophyll."

Dieser Satz dem gegenüber sich bereits Marchlewsky[1]) sehr zurückhaltend geäußert hatte, ist neuerdings durch Willstätter und seine Schüler widerlegt worden; mit den äußerst wertvollen Untersuchungen[2]) dieses Forschers ist für die Chemie des Chlorophylls eine neue Epoche angebrochen.

Willstätter[3]) unterscheidet im grünen Anteil der Blattfarbstoffe zwei verschiedene Komponenten: das kristallisierende und das in größerer Menge vorhandene amorphe Chlorophyll. Beide sind komplexe Magnesiumverbindungen, die sich vor allem dadurch unterscheiden, daß dieses ein Ester des eingesättigten Alkohols Phytol ($C_{20}H_{40}O$) darstellt, jenes aber keine Phytolverbindung ist. Gerade durch diesen Unterschied in der chemischen Konstitution ist die Meinung von Tswett[4]) und Monteverde[5]), als wäre das amorphe Chlorophyll nicht in den lebenden Blättern enthalten, sondern erst bei der Einwirkung von Alkohol auf das natürliche, kristallisierende Chlorophyll entstanden, völlig widerlegt.

Das kristallisierende Chlorophyll wurde zuerst von Borodin[6]) an mit Alkohol eingetrockneten, mikroskopischen Schnitten grüner

1) Roscoe-Schorlemmers Lehrbuch der organischen Chemie von J. W. Brühl, 6. Teil, 1901. Chlorophyll bearbeitet von L. Marchlewski, S. 847 u. 888.

2) Liebigs Annalen, Bd. CCCL, CCCLIV, CCCLV, CCCLVIII.

3) Willstätter und Benz, Über kristallisierendes Chlorophyll. Liebigs Annalen, Bd. CCCLVIII, S. 272.

4) Berichte der Deutschen bot. Gesellschaft, Bd. XXIV, S. 318 Fußnote.

5) Das Absorptionsspektrum des Chlorophylls. Acta Horti Petropolitani, Bd. XIII, Nr. 9, S. 123.

6) Bot. Ztg. Nr. 40, S. 608.

Blätter beobachtet, aber nicht als solches erkannt; von Monteverde wurden etwas später diese Kristalle aufs neue erhalten und richtig als wirkliches Chlorophyll gedeutet. Durch eine Verbesserung in der Isolierung der Borodinschen Kristalle ist es nun vor kurzem Willstätter[7]), zusammen mit Benz, gelungen, das kristallisierende Chlorophyll in solchen Quantitäten zu gewinnen (von 10 kg Mehl aus Galeopsisblättern betrug die Ausbeute 17 g), daß es für die Analyse zugänglich war. Den Ergebnissen dieser Analysen entspricht am besten die Formel $C_{38}H_{42}O_7N_4Mg$. Die Kristalle hinterlassen beim Glühen 5,64 % reines Magnesiumoxyd.

War es also gelungen, das kristallisierbare Chlorophyll in beliebigen Mengen absolut rein zu gewinnen, nicht so das amorphe. Doch gelang es auch hier durch Präparate, die mittelst der kolloidalen Lösung oder dem Krausschen Verfahren hergestellt waren, besonders auch durch das Studium der Umwandlungsprodukte wenigstens über die qualitative Zusammensetzung Klarheit zu gewinnen[1]). So zeigte sich, daß das aus Gras oder aus Brennesseln isolierte Rohchlorophyll, in Widerspruch mit den Befunden von Hoppe-Seyler und Stocklasa, keinen Phosphor enthält oder nur ganz geringfügige Mengen die von Verunreinigungen herrühren. „Es ist nun natürlich nicht ausgeschlossen", sagt Willstätter, „daß irgend eine Pflanze ein phosphorhaltiges Blattgrün enthält oder daß Additionsprodukte von Chlorophyll und phosphorhaltigen Verbindungen auftreten, allein die Vermutung von Hoppe-Seyler und der Satz von Stocklasa sind widerlegt."

Weiter wurde ein nach dem Krausschen Entmischungsverfahren dargestelltes Rohchlorophyll gewonnen das 1,84 % Asche lieferte und 1,67 % Magnesia enthielt; es war frei von Calcium und enthielt keine Spur von Eisen. Obwohl hier, wie auch in anderen Präparaten, ein ansehnlicher Gehalt an Magnesium festgestellt wurde, so war der negative Befund besonders in bezug auf Eisen doch wichtiger, denn die angewendete Reinigungsmethode lieferte immer noch keine Ge-

---

1) R. Willstätter, Zur Kenntnis der Zusammensetzung des Chlorophylls. Liebigs Annalen, Bd. CCCL, S. 1.

währ, daß nicht noch Magnesiumsalze aus dem Pflanzensafte beigemischt waren. Es sagt denn auch Willstätter:

„Die Analyse des Rohchlorophylls genügt nicht für den Beweis, daß das Magnesium dem Molekül des Chlorophylls angehört. Der Nachweis, daß dieses eine komplexe Magnesiumverbindung darstellt, läßt sich aber durch die Analyse der Verbindungen erbringen, die bei der Behandlung mit Alkalien entstehen. Diese Umwandlungsprodukte lassen sich nämlich einer Reinigung unterwerfen, bei der beigemischte Magnesiumsalze sicher abgetrennt würden." Die in dieser Weise durch alkoholische Hydrolyse von Chlorophyll dargestellten Verbindungen lieferten alle eine Asche von reinem Magnesiumoxyd, und es wurden von Willstätter für diese magnesiumhaltigen Verseifungsprodukte Bezeichnungen mit der Endung „phyllin" („Chlorophyllin, Rhodophyllin") vorgeschlagen.

Willstätter ist geneigt, dem Magnesium eine hervorragende Bedeutung bei dem Prozeß der Kohlenstoffassimilation zuzuschreiben um so mehr als er, wie oben angeführt, im Gegensatz zu Hansen und in Übereinstimmung mit Gautier und Molisch, von Eisen, dem früher diese Rolle zugeschrieben worden ist, im Chlorophyll keine Spur hat nachweisen können.

Für die große Bedeutung des Magnesiums bei den Stoffwechselvorgängen sprechen übrigens sein schon längst bekanntes Vorkommen in den Samen und seine von Schimper[1]) festgestellte Verbreitung in den Meristemen, den Blattmesophyllzellen, den Siebröhren, Pollenkörnern usw.

Nach dem gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse beteiligen sich beim Aufbau des grünen Anteils des Rohchlorophylls außer Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff, die sich

1) A. F. W. Schimper, Zur Frage der Assimilation der Mineralsalze durch die grüne Pflanze. Flora 1890.

2) Nachträgliche Anmerkung: Nach Abschluß dieser Arbeit bin ich durch die Schrift von Tunmann, Über das Chlorophyllkorn und seine Veränderungen im Herbst (Pharmazeutische Zeitung 1908, Nr. 57) darauf aufmerksam gemacht worden, daß das Auswandern stickstoffhaltiger Verbindungen schon von Tschirch (Angewandte Pflanzenanatomie, 1889, S. 61) hervorgehoben worden ist. „Der stickstoffhaltige grüne Farbstoffanteil des Farbstoffgemisches wird gelöst, und es bleibt nur das stickstoffreie, gelbe Xanthophyll in gelben Tropfen zurück („herbstliche Gelbfärbung").

im Karotin finden, noch Stickstoff und Magnesium, zwei Elemente, deren Erhaltung für die Pflanze weit wichtiger ist als die der drei andern, welche ihr aus Substrat und Atmosphäre in unbeschränktem Maße zufließen. Das gegensätzliche Verhalten der beiden Teile des Rohchlorophylls in den dem Absterben entgegengehenden Blättern und anderen grünen Pflanzenteilen ist als ein Zeichen der im Pflanzenkörper waltenden Ökonomie zu betrachten. Dasselbe Prinzip der Sparsamkeit wie bei den vergilbenden Blättern dürfte auch bei den Früchten verwirklicht sein, aus deren Wandung beim Reifen der grüne Farbstoff verschwindet, um der gelben oder rotgelben, durch Karotin bedingten Färbung Platz zu machen. Die Untersuchung geeigneter Früchte wird ergeben, ob seine wertvolleren Bestandteile alle an Ort und Stelle verbleiben oder, was weit wahrscheinlicher ist, wenigstens zum Teil in die Samen wandern. Zutreffendenfalls wäre mit dem Nutzen, den die Farbenänderung stiftet, indem sie die reifen Früchte den Tieren von weitem erkennbar macht, noch der Vorteil der Ersparnis von für die Pflanze wertvollen Bestandteilen verbunden.

Der bei der Betrachtung des vor dem Absterben sich verfärbenden Laubes und anderer grüner Pflanzenteile gewonnene Gesichtspunkt ist geeignet, auch das Verhalten etiolierter Pflanzenteile dem Verständnis näher zu bringen. Bei den Gewächsen, welche bei Lichtabschluß nicht ergrünen, sind die im Dunkeln gewachsenen Teile nicht völlig farblos. Die Blattspreiten, insbesondere die Kotyledonen etiolierter Keimpflanzen, zeigen eine bald heller, bald dunkler gelbe Färbung, die bedingt ist durch Farbstoffe, deren Zahl und Natur zum Teil noch strittig ist. Sicher ist nach Czapek[1]) nur, daß die etiolierten Chlorophyllkörner Karotin führen, das nach Kohl wahrscheinlich allein der Gelbfärbung zugrunde liegt. Der grüne Teil des Chlorophylls fehlt nach der Mehrzahl der Forscher vollständig. Nur Timiriazeff und Monteverde geben an, daß die etiolierten Blätter nicht nur einen gelben, sondern auch einen grünen Farbstoff in kleiner Menge enthalten, der bei Belichtung in Chlorophyll übergehen soll.

---

1) Biochemie der Pflanzen, Bd. I, S. 466.

Die Richtigkeit dieser Angaben vorausgesetzt, ändert dies nur wenig an der Tatsache, daß die ergrünungsfähigen Teile der Angiospermen und mancher Gymnospermen und Sporenpflanzen, worauf weiter oben bereits hingewiesen wurde, zurückhaltender verfahren bei der Ausbildung des Chlorophyllgrün als des Chlorophyllgelb. Der aus weniger kostbarem Material sich aufbauende gelbe Anteil entsteht, wenn auch vielleicht in geringeren Mengen, auch bei Lichtabschluß. Ob ihm, wie dies von verschiedenen Forschern geschehen ist, neben seiner Bedeutung bei den Vorgängen der Assimilation und Transpiration noch andere Funktionen, etwa bei der Atmung, zukommen, soll hier nicht näher erörtert werden. Höchst bezeichnend und gewiß nicht ohne tieferen Sinn ist der zwischen der Erscheinung des Vergilbens und dem Etiolement der Angiospermen, wie es sich bei den höchststehenden Pflanzen äußert, bestehende Parallelismus: hier die Zurückhaltung in der Bildung des Chlorophyllgrün, dort seine Entfernung aus den dem Absterben entgegengehenden Organen. In dem einen Fall hält die Pflanze sparsam zurück mit der Bildung des bei Lichtabwesenheit nicht funktionsfähigen Chlorophyllgrün, an dessen Aufbau sich schwerer zu beschaffende Stoffe beteiligen, welche in der etiolierenden Pflanze, die zunächst zum Lichtgenuß sich emporarbeiten muß, eine geeignetere Verwendung finden oder zur Chlorophyllbildung aufgespart werden müssen. In dem andern Fall erleidet das Chlorophyllgrün, nachdem die an es gebundene Ernährungsfunktion erloschen ist, eine Zersetzung, deren Produkte aus den absterbenden Teilen entfernt, den ausdauernden zugeführt werden und mithin dem Organismus erhalten bleiben.

Dies das Ergebnis der biologischen Betrachtungsweise, bei der, wie dem Verfasser wohl bewußt ist, zunächst etwas summarisch verfahren werden mußte, die aber, falls sie auch nur in der Hauptsache annähernd das Richtige getroffen hat, für den Naturforscher nicht bloß, wie es oft genug derartigen Erörterungen gegenüber geschieht, heuristischen Wert beanspruchen darf, sondern ihm als Biologen eine

hohe Befriedigung gewährt. Von heuristischem Wert sind derartige Erkenntnisse allerdings für die physiologische Forschung, indem sie zu neuen Fragestellungen und Untersuchungen anregen, zu denen die rein physiologische, schrittweise vorwärts schreitende Betrachtungsweise nicht leicht Anlaß geben dürfte.

Am Schluß meiner Ausführungen angelangt, ist es mir ein Bedürfnis, meinen herzlichsten Dank auszusprechen denjenigen Herren, welche mich aufs bereitwilligste durch Rat und Tat unterstützten, den Herren N. Swart, Dr. H. Kniep und Professor Dr. P. Rabe. Ganz besonderen Dank schulde ich meinem verehrten Kollegen A. Winkelmann, der mir seinen hilfreichen Beistand stets unermüdlich zuteil werden ließ.

Tafelerklärung.

Fig. 1. Robinia viscosa. Wirkung der Einknickung der Spreite auf die Verfärbung. Aus dem unteren Teil des noch in ununterbrochener Verbindung mit dem Zweig stehenden Blättchens ist der grüne Farbstoff vollständig verschwunden; oberhalb der Einknickungslinie ist er zurückgeblieben.

Fig. 2. Robinia pseudaccacia. Das Verschwinden des grünen Pigments durch Lostrennung von Spreitenteilen in diesen verhindert.

Fig. 3 u. 4. Ginkgo biloba. Entfärbung durch Knickung (Fig. 3), durch Einschnitt (Fig. 4) verzögert.

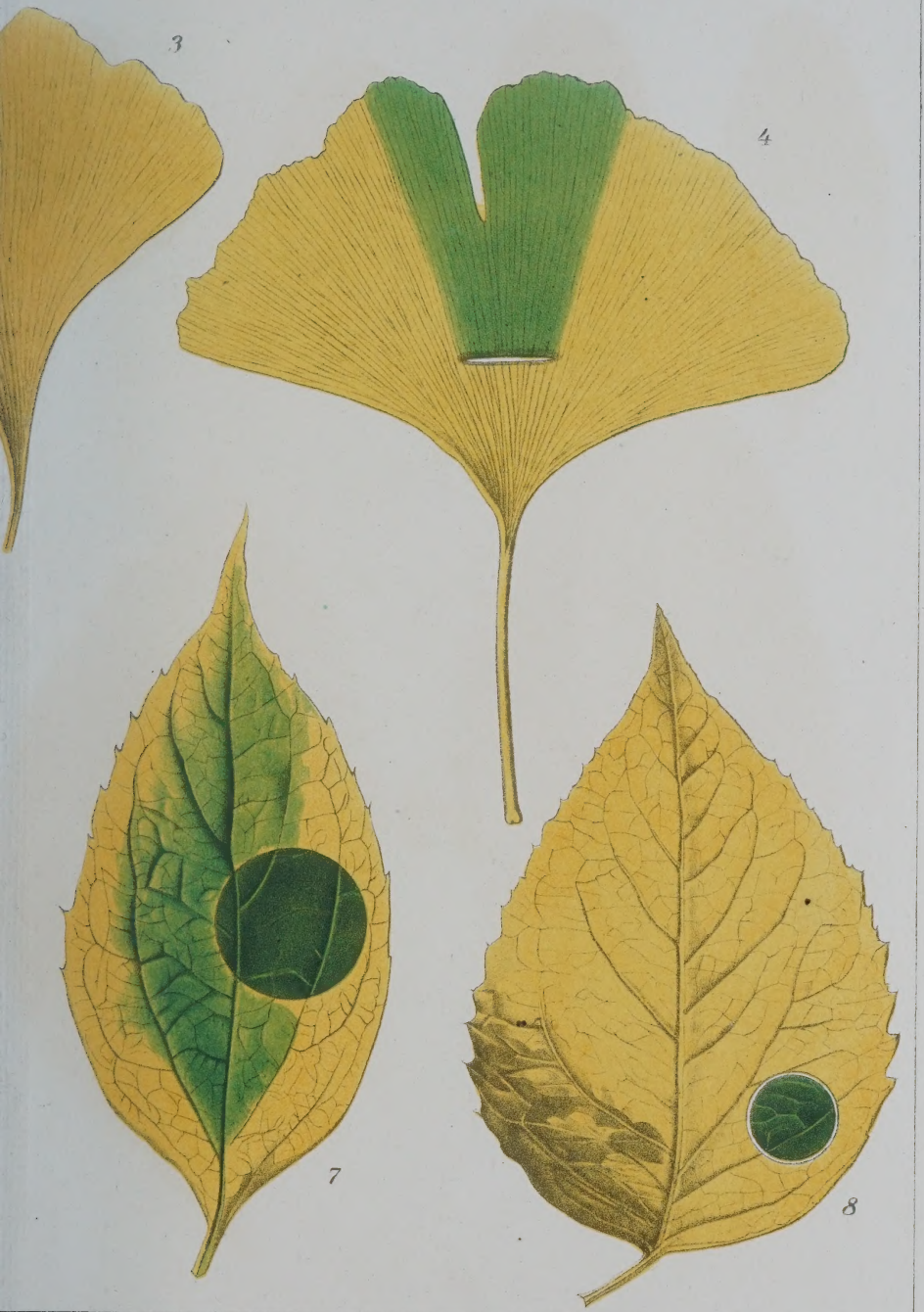
Fig. 5 u. 6. Aesculus rubicunda. Wirkung von Einschnitten auf die Verfärbung der Spreiten.

Fig. 7—8. Philadelphus grandiflorus. Die aus noch grünen, aber der Verfärbung entgegengehenden Blättern herausgestanzten Rundel sind grün geblieben, während in den übrigen Teilen der Spreite die Vergilbung fortgeschritten ist. Das Blatt (Fig. 8) ist links unten bereits im Absterben begriffen.

Druck von Ant. Kämpfe in Jena.

A. Gitsch, gez.

Verlag von Gus



Fischer in Jena.

Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena.

UNIVERSITY OF TORONTO
LIBRARY

Do not
remove
the card
from this
Pocket.

Acme Library Card Pocket
Under Pat. "Ref. Index File."
Made by LIBRARY BUREAU, Boston

Author State Trust
Title Jun Burlesque a. Chlorophyll

117387

Bx
S